

UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

FACULTAD DE BIOLOGÍA

**Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología
y Química Agrícola.
Área de Zoología**



**EFECTOS DE *Cytisus multiflorus* (L'Hér) Sweet SOBRE LAS
COMUNIDADES HERBÁCEAS, ANTE DIFERENTES
NIVELES DE ESTRÉS HÍDRICO EN LA PENILLANURA
SALAMANTINA.**

Memoria presentada por Dña. Monika Cristina Echavarria
Pedraza para aspirar al grado de Doctora por la
Universidad de Salamanca.

Salamanca, Septiembre de 2008

La presente memoria de Tesis titulada “**Efectos de *Cytisus multiflorus* (L’Hér) Sweet sobre las comunidades herbáceas, ante diferentes niveles de estrés hídrico en la penillanura salmantina**”, ha sido realizada bajo nuestra dirección en el Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, en el Área de Ecología de la Universidad de Salamanca, y consideramos que dicha Tesis reúne los requisitos necesarios para ser defendida. Por tanto: autorizamos su presentación ante el tribunal correspondiente.

En Salamanca a 30 de Septiembre de 2008

Fdo.: Dra. Belén Fernández Santos

Fdo.: Dra. Carolina Martínez Ruiz.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado en parte gracias al Proyecto de Investigación de Ref.: SA033A07, financiado por la Junta de Castilla y León.

Al Área de Ecología de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca por las facilidades logísticas brindadas y por el apoyo recibido por parte de todos los profesores.

A la Dra, Belén Fernández Santos quien gracias a su amistad y dirección me permitió formarme no solo como ecóloga sino como persona. Sin su apoyo y su paciencia no hubiera sido posible este logro.

A la Dra. Carolina Martínez Ruiz por el tiempo el esfuerzo y el empeño. Sus consejos no solo permitieron mejorar este trabajo, sino que hicieron parte de mi formación profesional.

Al Dr. José Manuel Gómez Gutiérrez por su participación en la toma de datos.

Al Dr. Ángel Puerto por sus comentarios en la clasificación de las comunidades.

A la Dra. Pilar Alonso Rojo por sus comentarios en el análisis de suelos.

Al Dr. Enrique Rico quien colaboro en la determinación de las especies vegetales.

A Jimmy Alvarez quien ha sido un apoyo durante mi estancia en España y a quien le debo su ayuda y ánimo para llevar a cabo este Doctorado.

A mi familia, las personas mas importantes en mi vida, quienes han sido mi mayor motivación para realizar este Doctorado. Ellos han sido las personas que a pesar de la distancia, han estado siempre a mi lado, siendo mi apoyo, mi fortaleza y han depositado en mi toda su confianza.

A mis amigos en Colombia, por compartir conmigo todos los buenos y malos momentos en estos 6 años de gran esfuerzo sin importar el tiempo y la distancia. A mis amigos en España quienes han sido mi familia durante mi estancia, puesto que se han preocupado y han estado pendientes de mi, a todos ellos les doy mi mas sincero agradecimiento.

A mi novio Wilson Forero quien llegó en el momento justo a darle sentido y un nuevo rumbo a mi vida. Su amor, su comprensión, su apoyo y su paciencia ha permitido que esta última etapa del Doctorado haya sido mas llevadera.

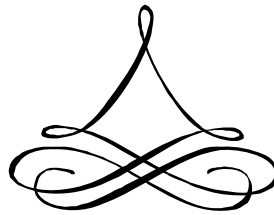
A los compañeros y demás docentes del departamento porque han hecho que el trabajo fuera más cómodo y su convivencia que me hace sentir como en casa.

Para el ser mas importante en mi vida, la palabra gracias es minúscula, puesto que me ha dado desde la vida, la esperanza y todo cuanto tengo. A quien le debo todo lo que soy y quien es el inspirador y el escultor de mi vida, el guía de mis pasos, a DIOS, gracias con todo mi ser.

Y a todas aquellas personas que olvido sin querer, gracias.

*Te haré entender, y te enseñare el camino en que debes andar,
sobre ti fijare mis ojos.*

Salmo 32, 8.



*A Dios, a mis Padres, a mi Hermano y sobrinas, al resto de mi numerosa
familia, a todos mis amigos, a Wilson mi novio ya todos los que han creído en mi.*

I. INTRODUCCIÓN	1
II. OBJETIVOS	7
III. AREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS	9
III.1 <i>Cytisus multiflorus</i>	9
III.2. AREA DE ESTUDIO	13
III.3.DISEÑO EXPERIMENTAL	15
III.4.MUESTREO Y MÉTODOS DE OBTENCIÓN DE DATOS	21
III.5. TRATAMIENTO DE LOS DATOS	23
IV RESULTADOS	27
IV.1. CARACTERÍSTICAS DE LOS SUELOS EN LOS DOS TIPOS DE COMUNIDADES	27
IV.2. BIOMASA AÉREA TOTAL	30
IV.3. COBERTURA TOTAL	35
IV.4. COBERTURA DE LAS PRINCIPALES FAMILIAS	41
IV.4.1. Familias principales	41
IV.4.2. Cobertura de Gramíneas	42
IV.4.3 Cobertura de Leguminosas	48
IV.4.4 Cobertura de Compuestas	54
IV.4.5 Cobertura de Otras Familias	59
IV.5. BIOMASA DE LAS PRINCIPALES FAMILIAS	66
a) Biomasa de gramíneas	66
b) Biomasa de leguminosas	68
c) Biomasa de compuestas	69
d) Biomasa del grupo de “otras familias”	70
IV.6. BIOMASA VERDE	73
IV.6.1 Biomasa Verde Valores Absolutos	73
a) Biomasa verde Total	73
b) Biomasa verde de gramíneas.	75
c) Biomasa verde de leguminosas	76
d) Biomasa verde de compuestas	78
e) Biomasa verde de “otras familias”	79
IV.6.2 Proporción de la Biomasa que se Mantiene Verde (valores relativos)	82
a) Proporción de biomasa verde total	82

b) Proporción de biomasa verde en gramíneas	85
c) Proporción de biomasa verde en leguminosas	86
d) Proporción de biomasa verde en compuestas	88
e) Proporción de biomasa verde en “otras familias”	89
IV.7. DIVERSIDAD ALFA Y SUS COMPONENTES	94
IV.7.1. Diversidad alfa	94
IV.7.2. Riqueza a nivel inventario	99
IV.7.3. Equitatividad a nivel inventario	103
IV.8. EFECTOS SOBRE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA	110
IV.8.1. Exploración Inicial de los Datos	110
IV.8.2. Influencia de las Condiciones Ambientales	111
IV.8.3. Respuesta Individual de las Especies (Modelos de HOF).	115
V DISCUSIÓN	130
V.1. CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD HERBÁCEA EN AUSENCIA DE MATORRAL.	130
V.2. EFECTO DEL MATORRAL SOBRE LA COMUNIDAD HERBÁCEA	137
V.2.1. Biomasa aérea total	137
V.2.2. Cobertura total de herbáceas	139
V.2.3. Cobertura de gramíneas	141
V.2.4. Cobertura de leguminosas	143
V.2.5. Cobertura de compuestas	145
V.2.6. Cobertura “otras familias”	146
V.2.7. Biomasa de las principales familias	147
V.2.8. Diversidad y sus componentes	150
V.2.9. Síntesis	153
V.3. EFECTO SOBRE LA BIOMASA VERDE	156
V.4. EFECTO DEL MATORRAL SOBRE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA.	159
V.4.1. Influencia de las condiciones ambientales	159
V.4.2. Respuesta individual de las especies	163
VI. CONCLUSIONES	168
VII BIBLIOGRAFÍA	172

I. INTRODUCCIÓN

Diversos modelos conceptuales han sido desarrollados con el objeto de predecir cómo las interacciones entre las especies cambian a lo largo del gradiente de productividad de los ecosistemas y la disponibilidad de recursos (Grime, 1973; Tilman, 1988 a, b; Goldberg y Novoplansky, 1997; Grime, 2002). Aunque las investigaciones de la ecología contemporánea se han centrado principalmente en las interacciones negativas, desde el comienzo de los años 90 del siglo pasado la facilitación ha sido reconocida como una fuerza importante que dirige la coexistencia de especies en las comunidades de plantas, particularmente en ambientes estresados (Michalet, 2006). Varios estudios han señalado que las interacciones positivas y negativas es decir, facilitación y competencia, son mecanismos que generalmente operan de forma simultánea (Aguilar *et al.*, 1994; Callaway *et al.*, 1991; Callaway, 1994, 1995; Pugnaire *et al.*, 1996a; Callaway y Walter, 1997; Brooker y Callaghan, 1998; Holzapfel y Mahall, 1999; Maestre *et al.*, 2003 a, b) en la determinación de la estructura de la comunidad, e incluso se ha hipotetizado que el balance entre estos tipos de interacción depende de la severidad de las condiciones ambientales y de las fluctuaciones, tanto en el espacio como en el tiempo (Tielbörger y Kadmon, 2000), de las condiciones abióticas (Bertness y Callaway, 1994; Holmgren *et al.*, 1997; Brooker y Callaghan, 1998; Choler *et al.*, 2001).

Una de las hipótesis que en la actualidad despierta interés en el ámbito del balance de las interacciones, conocida como la hipótesis del gradiente de estrés (SGH), es la desarrollada por Bertness y Callaway, (1994). Según dicha hipótesis la importancia de la competencia aumenta hacia la parte más productiva de un gradiente ambiental, mientras que la facilitación es más importante bajo condiciones de alto estrés abiótico. Varios son los estudios que apoyan esta hipótesis (Bertness y Yeh, 1994; Callaway, 1995, 1997; Callaway y Pugnaire, 1999; Pugnaire y Luque, 2001; Bruno *et al.*, 2003; Brooker *et al.*, 2005; Acuña-Rodríguez *et al.*, 2006) y la mayoría de estos se han llevado a cabo en ecosistemas donde las plantas están expuestas a altos niveles de estrés, como pueden ser las altas temperaturas o condiciones de desecación. Estos estudios han puesto de manifiesto que el balance positivo de las interacciones, facilitación, se obtiene cuando una especie mejora las condiciones de otra (Greenlee y Callaway, 1996), puesto que en situaciones de elevado estrés, el establecimiento de nuevas plantas está

generalmente restringido a sitios sombreados bajo la copa de otras plantas denominadas “nodriza” (Holmgren *et al.*, 1997). Dentro de los mecanismos que pueden estar involucrados en este proceso de facilitación se encuentran la modificación de las condiciones lumínicas (Siemann y Rogers, 2003), de temperatura (Moro *et al.*, 1997b) y de humedad (Pugnaire *et al.*, 1996 b) debidas al afecto sombra. Por otra parte, las plantas facilitadoras pueden elevar las concentraciones de nutrientes (Haase *et al.*, 1996), mejorar la oxigenación del suelo o sustrato (Callaway, 1998) e incluso proteger contra herbívoros (Brooker y Callaghan, 1998; Acuña-Rodríguez *et al.*, 2006) o contra el viento (Pugnaire *et al.*, 1996 a, b; Brooker y Callaghan, 1998; Choler *et al.*, 2001). Además, puede atraer a polinizadores compartidos (Callaway, 1995) e inducir cambios beneficiosos en el ambiente a través de micorrizas o de la comunidad microbiana del suelo (Callaway, 1995; Callaway *et al.*, 1998), entre otros.

El proceso de competencia se define como una interacción negativa recíproca entre dos organismos (Grace y Tilman, 1990). Algunos autores consideran que la competencia es por lo general mas intensa bajo condiciones abióticas benignas, que permiten una adquisición rápida del recurso, que en condiciones de estrés abiótico (Bertness y Yeh, 1994; Brooker y Callaghan, 1998; Choler *et al.*, 2001).

A pesar de la gran aceptación de la del gradiente de estrés, la cual involucra procesos de competencia y facilitación de acuerdo con el incremento del estrés ambiental, varios han sido los estudios que han fallado en detectar la relación entre las condiciones de severidad ambiental y la dirección de las interacciones (Hastwell y Facelli, 2003). Así, Casper (1996) y Tielbörger y Kadmon (2000) han obtenido lo contrario, es decir, que el efecto producido por matorrales desérticos sobre especies anuales cambió de negativo a neutro o de neutro a positivo (dependiendo de la especie) con el incremento de la precipitación anual. También Valladares y Pearcy (2002) han encontrado que las plantas de matorral de la especie *Heteromeles arbustifolia* no facilitaron el crecimiento de la vegetación herbácea subyacente, porque el estrés hídrico bajo la cubierta era mayor que fuera de ella; esto último también ha sido detectado por Fernández *et al.* (2007). Por otra parte, Maestre y Cortina (2004) encontraron que las interacciones competitivas dominaban en ambos extremos del gradiente y que el cambio de facilitación a competencia bajo fuertes condiciones de estrés es probable que ocurra cuando los niveles del recurso limitante son tan bajos que el beneficio provisto por el facilitador no puede sobrepasar su propio abastecimiento.

Además, en algunos estudios se concluye que la relación observada entre estrés ambiental e interacciones entre plantas depende del estimador utilizado (Goldberg *et al.*, 1999; Maestre *et al.*, 2005; Broker *et al.*, 2008). Así, Maestre *et al.* (2005) mediante el uso de meta-análisis han tratado de generalizar los modelos clásicos, sin conseguirlo, aunque el método de aproximación utilizado está siendo motivo de intenso debate actualmente (Lortie y Callaway, 2006; Maestre *et al.*, 2006; Michalet, 2006, 2007; Broker *et al.*, 2008). Por tal motivo se ha señalado que es fundamental realizar más estudios sobre las hipótesis de facilitación y de las mejoras que traerían consigo en el ámbito de la teoría ecológica y de la restauración (Broker *et al.*, 2008).

En ecosistemas mediterráneos, el clima está caracterizado por un periodo de sequía más o menos amplio (2-4 meses) en el cual la temperatura y la radiación solar son altas, al igual que la gran variabilidad de la cantidad e intensidad de la precipitación entre años (Rodó y Comín, 2001). Varios estudios han mostrado a lo largo de los años la influencia de árboles sobre la comunidad herbácea subyacente, principalmente en formaciones de “Dehesa”, donde los gradientes determinados por la distancia a partir del centro del árbol han sido detectados (González-Bernáldez *et al.*, 1969; Alonso *et al.*, 1979; Puerto *et al.*, 1980; Puerto y Rico, 1988; Díez *et al.*, 1989; Tárrega y Luis-Calabuig, 1989; Joffre, 1990). Entre las diversas especies objeto de estudio en el campo de las interacciones, ha recibido una creciente atención en los últimos años la relación entre matorrales y herbáceas. Varios estudios han revelado que especies leñosas subarbóreas como los matorrales, favorecen la comunidad de herbáceas a través del incremento de su producción y cobertura (Pugnaire *et al.*, 1996a, b; Moro *et al.*, 1997a, b; Choler *et al.*, 2001). Este efecto facilitador se ha detectado principalmente en ambientes áridos y semiáridos y bajo la cubierta de *Retama sphaerocarpa*. Estudios en esta línea se han realizado en zonas áridas y semi-áridas de otros países como México (Franco y Nobel, 1989), USA (Callaway *et al.*, 1991; Holzapfel y Mahall, 1999), Chile (Cavieres *et al.*, 2005), Argentina (Fernández *et al.*, 2007), Sudáfrica (Belsky, 1994) y Australia (Hastwell y Facelli, 2003).

Sin embargo, es aún poco conocido el resultado de estas interacciones bajo la cubierta de otros matorrales tales como *Cytisus multiflorus* y en ambientes Mediterráneos sub-húmedos, denominados así por su mayor precipitación anual, pero con gran importancia en la variabilidad temporal y espacial en las condiciones abióticas. También son muy escasos los estudios que valoran el balance de las interacciones a

nivel de comunidad (ver Köchy y Wilson, 2000; Pugnaire *et al.*, 1996 a, b, 2004; Rodríguez-Echeverría y Pérez-Fernández, 2003; Moreno, 2008) puesto que la gran mayoría se centran en las interacciones entre dos especies.

Cytisus multiflorus es una de las especies más importantes en la colonización de huecos abiertos en bosques de robles y al lado de cultivos, en la meseta y en las regiones de montaña (Martínez-Ropero *et al.*, 1989) del NW de la Península Ibérica (Martínez-Ropero *et al.*, 1989), y que se expande entre el límite climático de subhúmedo y semiárido. Dado que estas zonas mediterráneas presentan una variabilidad interanual en las precipitaciones, resulta una ventaja a la hora de estudiar las interacciones en este tipo de ecosistemas y así poder comprobar la hipótesis formulada por Bertness y Callaway (1994) basada en el estrés hídrico. Las características más destacables de esta especie se incluyen en el capítulo III.1 de esta Memoria.

Los únicos estudios que hemos encontrado en la bibliografía realizados para estudiar el efecto de *Cytisus multiflorus* en la comunidad herbácea son los desarrollados por nuestro grupo de trabajo. En la Comarca de Sanabria (Zamora) se llevó a cabo un estudio previo, únicamente en cuatro plantas, en el que se detectaba una cierta influencia del matorral sobre las herbáceas (Fernández-Santos *et al.*, 1996); concretamente se observó un efecto negativo sobre la biomasa aérea y la cobertura total, de leguminosas y de compuestas. En 1997 y 2004 se presentaron las Tesis de Grado de Gonzalo Grande Martín y Monika Echavarría Pedraza, respectivamente. En estos trabajos, cuyos objetivos perseguidos eran muy preliminares, se detectó que *C. multiflorus* tenía efectos sobre la cobertura y la biomasa de herbáceas, pero las conclusiones no eran claras. Los datos de esos dos años reorganizados, junto con los tomados un tercer año (2005), son los que se analizan de forma mucho más completa y abordando muchos más objetivos en esta Tesis.

El principal objeto de este estudio es conocer si con *Cytisus multiflorus* se cumple la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness y Callaway (1994) para el estrés hídrico, y si los resultados dependen de las variables cuantificadas (objetivos que desarrollaremos más ampliamente en el capítulo II de la Tesis). Para ello planteamos un diseño de estrés hídrico donde analizamos la comunidad herbácea en diferentes posiciones respecto al matorral, en dos tipos de comunidades que difieren en el grado de estrés hídrico por diferencias edáficas, y en tres años con diferencias notables de precipitación en primavera. Además del interés teórico, perseguimos también un interés

práctico: obtener resultados que puedan contribuir a una mejor gestión, actual y en un futuro próximo, ante las previsiones de cambio climático, en unas zonas que tradicionalmente han tenido un uso ganadero.

II. OBJETIVOS

Los principales objetivos de este estudio son los siguientes:

1. Valorar si plantas aisladas de *Cytisus multiflorus* introducen cambios en la comunidad herbácea
2. Comprobar si para *C. multiflorus* se cumple la hipótesis del estrés hídrico de Bertness y Callaway (1994); es decir, si el efecto de *C. multiflorus* (resultado del balance de interacciones) varía desde negativo a positivo a medida que el estrés hídrico aumenta.

3. Valorar si los objetivos 1 y 2 dependen de las variables cuantificadas.

Las variables cuantificadas han sido:

- a) Biomasa aérea total
 - b) Cobertura total
 - c) Cobertura de las principales familias: gramíneas, leguminosas, compuestas y grupo “otras familias”
 - d) Biomasa aérea de las principales familias: gramíneas, leguminosas, compuestas y grupo “otras familias”. Se realizó únicamente el tercer año de muestreo, tras obtener los primeros resultados y apreciar que la cobertura no ponía de manifiesto los efectos del matorral sobre la biomasa en los años anteriores.
 - e) Diversidad y sus componentes: Riqueza y Equitatividad
4. Valorar la relación de cada una de las variables estudiadas con el estrés hídrico, en ausencia de matorral.
 5. Valorar si *C. multiflorus* contribuye a que la biomasa aérea permanezca verde más tiempo. Variables:
 - a) Biomasa aérea total
 - b) Biomasa aérea de las principales familias: gramíneas, leguminosas, compuestas y grupo “otras familias”.

6. Describir los cambios inducidos por plantas aisladas de *C. multiflorus* sobre la composición florística
7. Extraer alguna conclusión práctica que pueda favorecer la gestión de estas zonas.

III. ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

III.1. *Cytisus multiflorus*

El estudio se ha realizado con una especie de matorral del género *Cytisus*: *Cytisus multiflorus* (L'Her) Sweet, perteneciente a la familia *Leguminosae*, también denominada *Papilionaceae* o *Fabaceae*. Se trata de un matorral que se regenera muy bien tras las perturbaciones, tales como la quema y el corte, pudiendo calificarse como especie rebrotadora facultativa (Fernández-Santos *et al.*, 1999).

Descripción botánica

Cytisus multiflorus es una especie perenne, conocida como escoba blanca, escoba o marihuella. Es una leguminosa arbustiva de porte arborescente, cuya altura oscila entre 1–3 m (Polunin, 1982). Las flores son blancas y la estación de floración presenta un gran número de ellas lo que le confiere el nombre de “multiflorus” (García, 1983; Castroviejo, 1986; García, 2001) (Figura III.1.1). Las ramas son numerosas y muy flexibles; de jóvenes presentan un aspecto sedoso y maduras son glabras, siempre son blanquecinas o cenicientas que unido al color blanco de sus flores le ha valido en algún momento los nombres de *C. albus* (Lam.) Link y *Genista alba* Lam. (Vicioso, 1953-56). Las hojas cuando jóvenes son pelosas, y glabras cuando maduras (Tutin *et al.*, 1980; Castroviejo *et al.*, 1986).



Figura III.1.1. Matorral de *Cytisus multiflorus* o escoba blanca.

Distribución geográfica

El área general de distribución de esta especie se reduce a la Península Ibérica (Vicioso, 1985:3-56; Pascual, 1978). No obstante, según Castroviejo *et al.*, (1986) y Greuter *et al.*, (1989) existen algunas citas de apariciones esporádicas en Italia, Francia y en Córcega; esta última de carácter dudoso, que según Fiori (1923-29) fue citada en Tenare del Montevergine por Avellino, sin comprobar, y aparece como subespontánea en Córcega; lo mismo indica Pignati (1982) quien además la señala como afín a *C. emeriflorus*. La citada en Italia, concretamente en Liguria, fue aportada por Andrés y Cerbo (1974-75) de la Universidad de Oviedo. También se ha citado en el Reino Unido, Estados Unidos y Australia (Castroviejo *et al.*, 1986).

Según Martínez Roper (1988) su distribución queda restringida al cuadrante CW de la Península Ibérica (Figura III.1.2). Abarca por el Norte hasta la cuenca del río Tambre aproximadamente; aunque es posible hallarla en pequeñas manchas por encima de este límite. Por la parte SW se extiende hasta Alburquerque y por el SE hasta cerca de Ciudad Real. El estudio anteriormente mencionado señala de forma más explícita: *“Comenzando de este a oeste y de norte a sur: en Galicia, el límite superior lo marcan el río Tambre y la cabecera del embalse de Belesar, en el río Miño, hasta la frontera con Portugal. Ocupa la zona suroeste de León, encuadrada entre Fabero, el embalse de Villameca, Astorga y Castrocontrigo. En la provincia de Zamora se encuentra en la casi totalidad de las comarcas de Sanabria y Aliste, quedando atravesado transversalmente por la Sierra de la Culebra y la parte occidental del embalse de Ricobayo, así mismo ocupa la comarca de Sayago. Respecto a Salamanca (Figura III.1.3), salvo en las fértiles comarcas de La Armuña y Peñaranda, se halla en la casi totalidad del resto de la provincia, exceptuando también los alrededores de la capital. En la provincia de Ávila sólo se localiza entre las Sierras de la Paramera, hacia el norte y Gredos, y en la vertiente meridional de esta última, en el valle del Tiétar (Polunin, 1982). Se han encontrado muestras en el suroeste de Cáceres, en las estribaciones de la Sierra de San Pedro, y en su confluencia con la Sierra de Guadalupe. Por último, los datos más orientales se sitúan en la zona media de los Montes de Toledo, Sierra de la Candelina y vertiente norte de éstos. El límite sur podría establecerse según la trayectoria de los paralelos, entre Alburquerque y Ciudad Real”*.

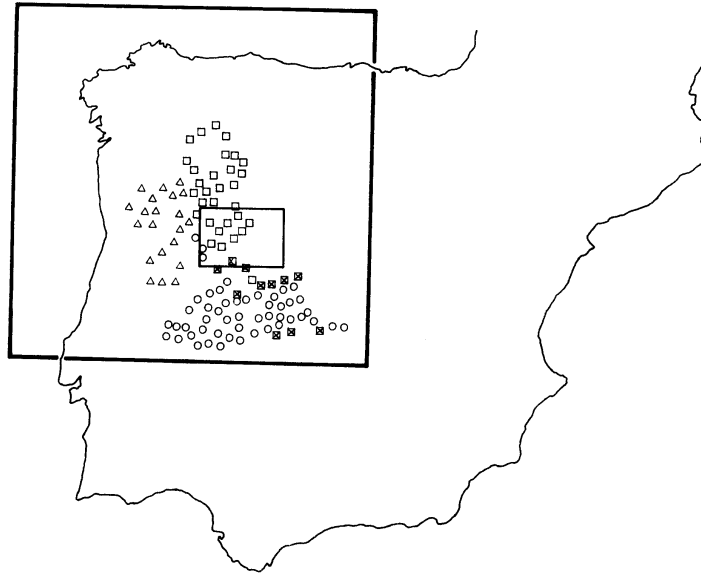


Figura III.1.2. Área de distribución de *Cytisus multiflorus* en la Península Ibérica (Martínez Ropero 1988).

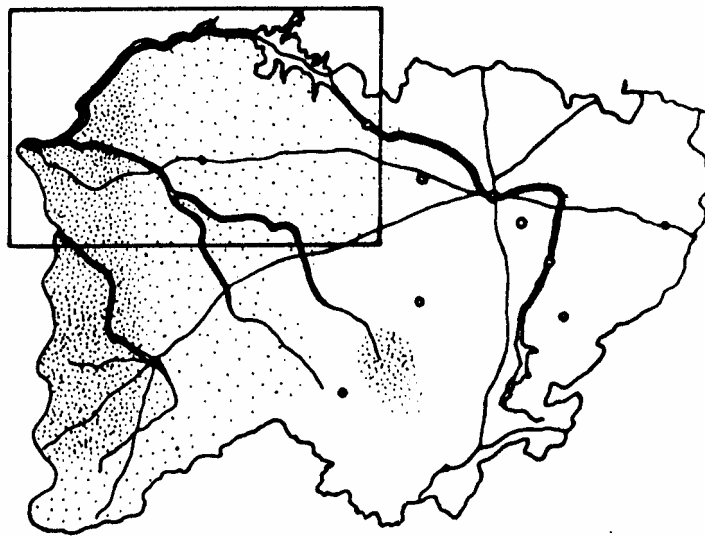


Figura III.1.3. Distribución de *Cytisus multiflorus* en la Provincia de Salamanca (Pérez Ulloa, 1986).

En cuanto a los factores ambientales que influyen más en su distribución Pérez Ulloa (1986) y Martínez Ropero (1988) señalan que:

- Pluviometría. *Cytisus multiflorus* se halla ausente por debajo de 500 mm y se hace frecuente entre 500–600 y abundante entre 600–800 mm, e incluso hasta los 1000 mm.

- Temperatura media. Ausente por debajo de 10 °C y presente hasta los 14 °C, aunque su óptimo oscila entre los 12 y 14 °C.
- Clima: Su localización óptima es la correspondiente al piso Supramediterráneo, aunque también se ha hecho referencia a su presencia en el Mesomediterráneo superior. En general, le favorecen los climas de tipo templado presentando una mayor abundancia en el sub-húmedo templado (Encinar lusitano, Arribes, robledal del sur y quejigal del centro). También se encuentra en los sub-húmedos frío y fresco (robledal del NW), pero también aparece en los secos e incluso en los hiper-húmedos si el resto de las condiciones le son favorables. Queda excluido de climas marítimos, semiárido frío (encinar castellano) y de aquellos donde no exista ningún período de aridez estival.
- Litología: ausente en areniscas, margas y calizas y en sustratos paleógenos del terciario y cuaternario; presente sobre zonas graníticas (rocas ácidas alcalinas y calcoalcalinas), y sobre pizarras con calizas y cuarcitas o con metagrauvas.
- Edafología. Predomina sobre suelos oligotróficos, ácidos y arenosos, sobre basamentos paleozoicos con diaclasas verticales, quedando excluida de aquellas zonas donde la topografía se presenta en forma de vaguadas o depresiones que retengan, en algún período, un alto grado de humedad edáfica.
- Hábitat. Se ausenta en zonas cultivadas o intensamente pastoreadas, sin embargo, le son propicios los terrenos pobres en proceso de abandono y los incendios o en erizales, pastizales y matorrales; puede presentarse como resultado del establecimiento de la sucesión secundaria y puede aparecer como orla del bosque mediterráneo.

No obstante, en estudios recientes en la Sierra de Ancares (sector Leonés), se obtienen algunos resultados que difieren de lo anterior en cuanto a la situación topográfica de los escobonales y las características de los suelos. Según Álvarez Fernández (2008), en ese sector los escobonales dominados por *Cytisus multiflorus*: “se localizan en terrenos llanos y fondos de ladera, prácticamente sin pendiente, con una escasa altitud y una fuerte insolación”. En cuanto a suelos, ocupan preferentemente suelos más profundos y con mayor humedad que los brezales. Por tanto, todavía se requieren más estudios para aclarar cuales son los principales factores ambientales que determinan su distribución.

III.2. AREA DE ESTUDIO

El estudio se llevo a cabo dentro de la penillanura Salmantina, específicamente dentro del cuadrante NW de la provincia de Salamanca (40° 50' - 41° 20' N; 6° 15' - 6°45' W) (Figura III.2.1).

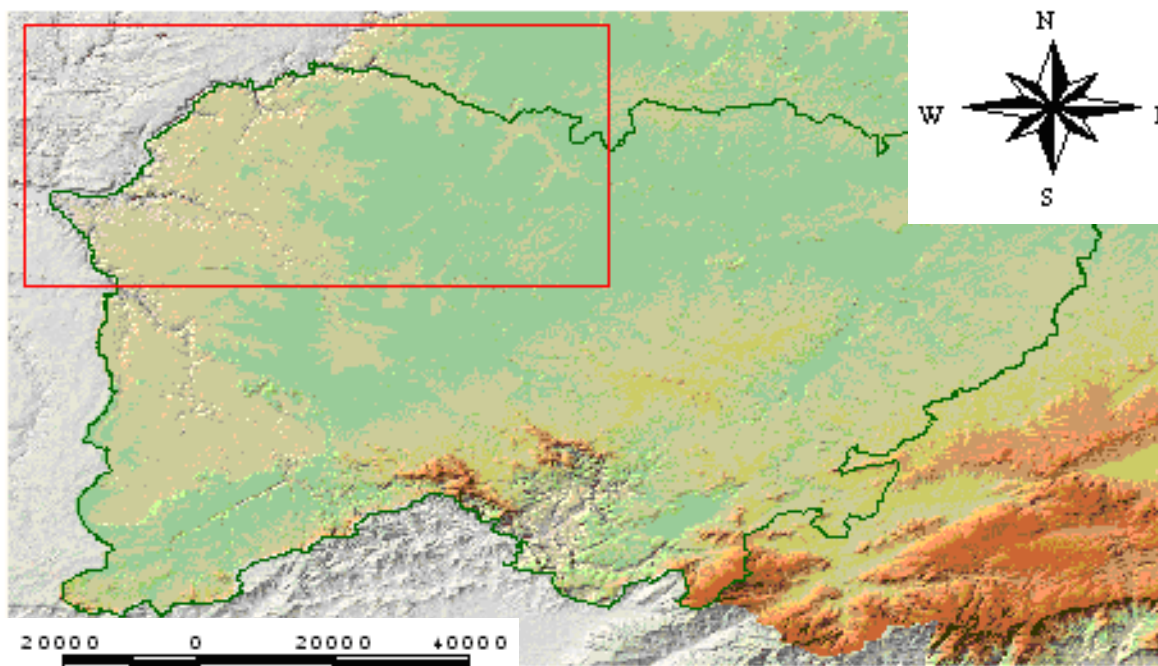


Figura III.2.1. Situación del área de estudio dentro de la provincia de Salamanca.

El área de estudio, con una altura sobre el nivel del mar de entre 650-800 m, ofrece en superficie el basamento de una penillanura. El relieve es suavemente ondulado, con un sistema constituido por laderas el cual antiguamente era denominado modelo clásico de vaguada (Gómez Gutiérrez *et al.*, 1979) (Figura III.2.2); aunque en Hinojosa de Duero el relieve comienza a ser más accidentado (Los/Las Arribes del Duero), nuestras estaciones se ubican en áreas de relieve suave.

Desde el punto de vista potencial los tipos de suelo de la provincia están determinados por unas divisiones litológicas. Sobre los bloques paleozoicos se asientan predominante Cambisoles (clasificación de suelos de la F.A.O.); de ellos los más abundantes son los dístricos. También son frecuentes los Cambisoles eútricos y húmicos. Estos suelos, aunque extendidos por las penillanuras, son especialmente abundantes en las zonas serranas, donde a las características apuntadas se une un clima general más riguroso que favorecen la descomposición más lenta de los horizontes de

humus. La herencia litogénica condiciona el marcado carácter ácido de los suelos desarrollados sobre zócalos paleozoicos. Presentan, además, las características de poca profundidad y pobreza en elementos nutritivos.



Figura III.2.2. Zona de estudio.

El **clima** es Mediterráneo subhúmedo con una precipitación media anual de 600–800 mm, y con pronunciada sequía estival (Luis y Monserrat, 1979). La temperatura media anual está comprendida entre 11 y 14 °C. La provincia de Salamanca, según las divisiones fitogeográficas propuestas por Rivas-Martínez *et al.*, (1987) o Takhtajan (l.c.), quedaría dentro de la región Mediterránea. Sin embargo, al tratarse de una zona de cierta ecotonía por la proximidad de región Eurosiberiana, la influencia de esta región se deja sentir en las zonas más húmedas como las sierras meridionales o el occidente provincial donde llega la influencia oceánica (Gómez-Gutiérrez, 1991).

La **vegetación** natural presenta una situación de ecotonía entre la mediterraneidad y la atlanticidad (Gómez-Gutiérrez, 1991) y se acomoda a las condiciones generales de aridez y acidez de los suelos. En el estrato arbóreo destacan especies que forman auténticos bosques como son *Quercus rotundifolia* o encina de bellota dulce y *Quercus pyrenaica* o roble melojo (Puerto, 1997), que constituyen formaciones adehesadas poco densas. La primera predomina en la penillanura del centro y noroeste de la provincia, mientras que el segundo lo hace en las sierras meridionales y en parte del noroeste. Pero

son frecuentes las zonas de ecotonía, en las que basta una ligera diferencia de nivel u orientación para que prospere una u otra y a veces se mezclan en pequeñas áreas (Gómez-Gutiérrez, 1991) El sustrato herbáceo frecuentemente está invadido por matorrales, con *Cytisus multiflorus* como dominante.

Históricamente, la eliminación de árboles y matorral por tala e incendios controlados, unida al ramoneo de cabras, permitieron en el pasado abrir claros de bosque y, con ello, el desarrollo de los pastos característicos de dehesa, que en la actualidad han permitido un **uso** tradicional, consistente en el pastoreo con ganado ovino y bovino en régimen extensivo (Puerto, 1997). Adicionalmente el matorral suele quemarse en pequeñas manchas cada pocos años.

III. 3 DISEÑO EXPERIMENTAL

Para conseguir los objetivos planteados en esta Tesis, se ha planteado un estudio de las plantas herbáceas (con diferentes variables) en distintas posiciones respecto al matorral y se ha llevado a cabo en distintos tipos de comunidad, por diferencias edáficas en cuanto a la capacidad de retención de agua, y en distintos años, con diferencias en la precipitación de primavera. Es decir, se ha planteado un diseño experimental factorial, basado en tres probables fuentes de variación del nivel de estrés (principalmente hídrico), y buscando su posible interacción. Factores:

- A) **Posición** respecto a la leñosa
- B) **Tipo de comunidad**, por características edáficas
- C) **Año**, por nivel de precipitación en primavera.

Posición respecto a la leñosa.

En el cuadrante NW de la provincia de Salamanca (Figura III.2.1) se seleccionaron plantas “aisladas” de *Cytisus multiflorus*, alejadas de otras plantas de matorral y del arbolado, con el fin de individualizar su efecto sobre las herbáceas (Figura III.2.3). Se procuró que sus tamaños fueran parecidos entre sí y los más grandes posibles en esas zonas, ante la frecuencia de incendios; la mayoría tenía unas dimensiones comprendidas entre 1,3–2m de diámetro mayor, 1,2–1,8m de diámetro menor, 1,1–1,5m de altura y probablemente tenían entre 6 y 8 años.

Inicialmente se planteó tomar tres posiciones: “bajo la cubierta”, “borde” y “fuera”, como años antes se había realizado en estudios sobre el efecto del arbolado en

estas zonas (González Bernáldez *et al.*, 1969; Alonso *et al.*, 1979; Puerto *et al.*, 1980; Puerto y Rico, 1988; Díez *et al.*, 1989; Tárrega y Luis-Calabuig, 1989; Joffre, 1990). Sin embargo, el menor tamaño de las plantas de matorral, la heterogeneidad bajo la cubierta y las dudas de hasta dónde podría tener efecto el matorral, nos llevó a pensar que se requería mayor precisión y se diferenciaron 6 posiciones, como también se había hecho en los estudios previos (Fernández-Santos *et al.*, 1996). Dado el tamaño de las plantas de matorral y que la mayoría de las herbáceas de estas comunidades son anuales, las posiciones fueron delimitadas contiguas y se han nombrado por su cercanía al centro de la leñosa.

Así pues, para cada planta de *Cytisus* se tomaron datos de las herbáceas en 6 posiciones respecto a la leñosa (Figura III.2.4):

- Posición 1: bajo la cubierta, la más próxima al tronco-s de la leñosa, con mayor cantidad de necromasa del matorral y menor iluminación que en la posición 2.
- Posición 2: también bajo la cubierta pero más próxima al borde de la leñosa.
- Posición 3: en el límite vertical del área de proyección de la leñosa.
- Posición 4: a continuación de la posición 3, fuera del límite físico del matorral pero afectada por su sombra.
- Posiciones 5 y 6: claramente fuera de la cubierta del matorral, contiguas y tras la posición 4 para intentar que las posibles diferencias con las posiciones anteriores se debieran fundamentalmente al efecto del matorral y no a otras fuentes de variación. Se diferenciaron estas dos posiciones por si el efecto del matorral llegaba más lejos de la posición 4. Únicamente la posición 6 se ha tomado como base para caracterizar la comunidad de herbáceas sin matorral.



Figura III. 2.3. Plantas aisladas de *Cytisus multiflorus*, en el área de estudio

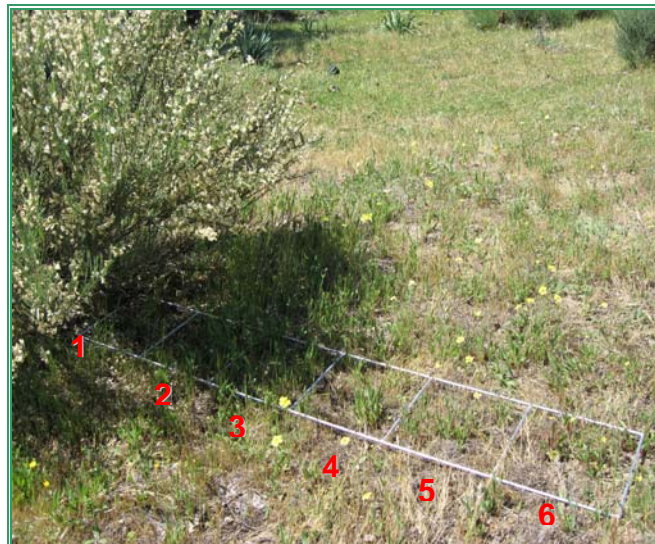


Figura III.2.4. Posiciones respecto al matorral.

Tipo de comunidad, por diferencias edáficas.

Aunque el área de estudio presenta una misma apariencia, su relieve ondulado da lugar a una estructura vectorial con transporte de agua, materia orgánica y mineral desde las zonas altas a las zonas bajas de las laderas, lo cual origina marcadas diferencias edáficas (de humedad y de fertilidad) y diferencias de vegetación (distinto tipo de comunidades herbáceas) en sitios cercanos (Puerto y Rico, 1992, 1996, 1997; Puerto, 1997). *Cytisus multiflorus* puede vivir en todas las diferentes zonas de este mosaico, excepto en las depresiones que sufren encharcamiento (fondo de las vaguadas).

Dentro de este mosaico se seleccionaron dos tipos de comunidades de herbáceas muy contrastadas y en las que *C. multiflorus* estaba presente: las situadas en las zonas altas de las ondulaciones y las situadas en las zonas bajas; siempre en zonas llanas o con pendiente muy ligera. Los análisis de suelos (capítulo IV.1 de Resultados) corroboraron la existencia de diferencias edáficas. Los hemos denominado tipo de comunidad Oligotrófico (O) y tipo de comunidad Eutrófico (E), respectivamente, y asumimos que existe un mayor estrés abiótico en el primero que en el segundo. La localización geográfica se recoge en la Tabla III.2.1 y en la Figura III.2.5.

Tabla III.2.1 Localización de los sitios de muestreo en los años Húmedo (H), Seco (S) y Muy Seco (MS) y tipo de comunidad Eutrófica (E) y Oligotrófica (O).

SITIO	TÉRMINO	ALTITUD (m)	COMUNIDAD	AÑO
1	Villar de Peralonso	850	O	S
2	Peralejos de Abajo	760	O	S, MS
3	Picones	700	E	S, H
4	Guadramiro	730	E	S, MS
5	Becerril	790	E	S
6	Hinojosa	600	O	H, MS
7	Sanchon de la Rivera	700	O	H
8	Majuges	680	E	H, MS

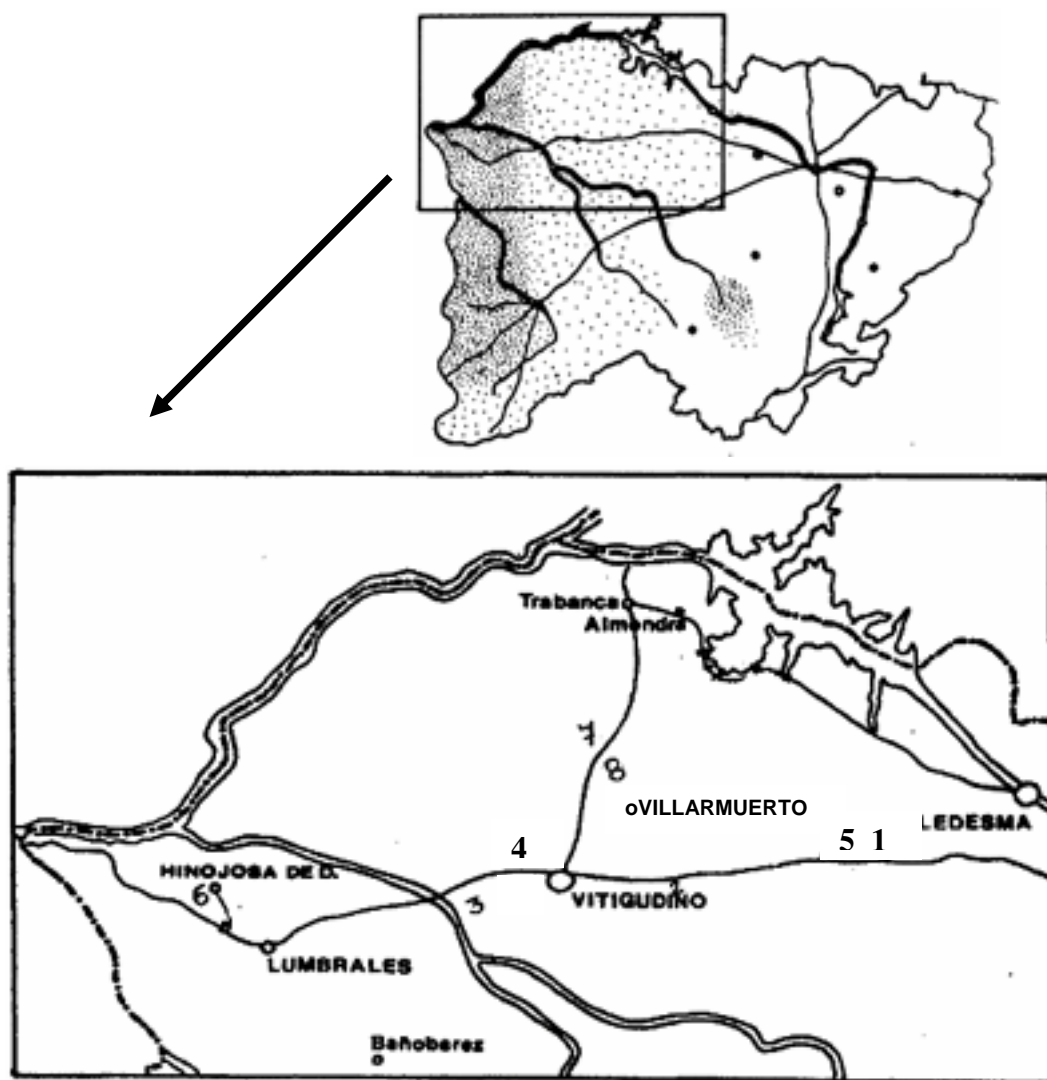


Figura III.2.5 Localización de las zonas de estudio.

Año, por nivel de precipitación en primavera.

La notable variabilidad interanual en los valores de precipitación que se recogen en estas zonas (De Luis Calabuig, 1992), sobre todo en la principal época de producción, la primavera, nos ha permitido plantear esta tercera fuente de variación.

El estudio se ha llevado a cabo en tres años con importantes diferencias en la precipitación de primavera: 1987, 1988 y 2005. En la estación de Villarmuerto, situada en la zona central del área de estudio (Figura III.2.5, mapa de localidades) la precipitación registrada entre los meses de Abril, Mayo y Junio fueron de 131,8 mm, 260,4 mm y 61,5 mm, respectivamente en los tres años de muestreo, siendo sus precipitaciones anuales (de Agosto a Julio) de 657,6 mm, 693,1 mm y 308,6 mm respectivamente; los valores medios correspondientes a un periodo de 27 años son 158,9

mm de precipitación en primavera (Abril- Mayo-Junio) y 673,8 mm de precipitación anual (Figura III.2.6). En la estación de Hinojosa de Duero, situada en el extremo occidental del área de estudio (Figura III.2.5, mapa de localidades), la precipitación registrada entre los meses de Abril, Mayo y Junio fue de 81 mm, 259 mm y 51.4 mm, respectivamente para los tres años de muestreo, siendo sus precipitaciones anuales (de Agosto a Julio) de 555 mm, 693,1 mm y 305,6 mm respectivamente; los valores medios correspondientes a un periodo de 20 años son 163,7 mm reprecipitación en primavera (Abril- Mayo-Junio) y 676,3 mm de precipitación anual (Figura III.2.6).

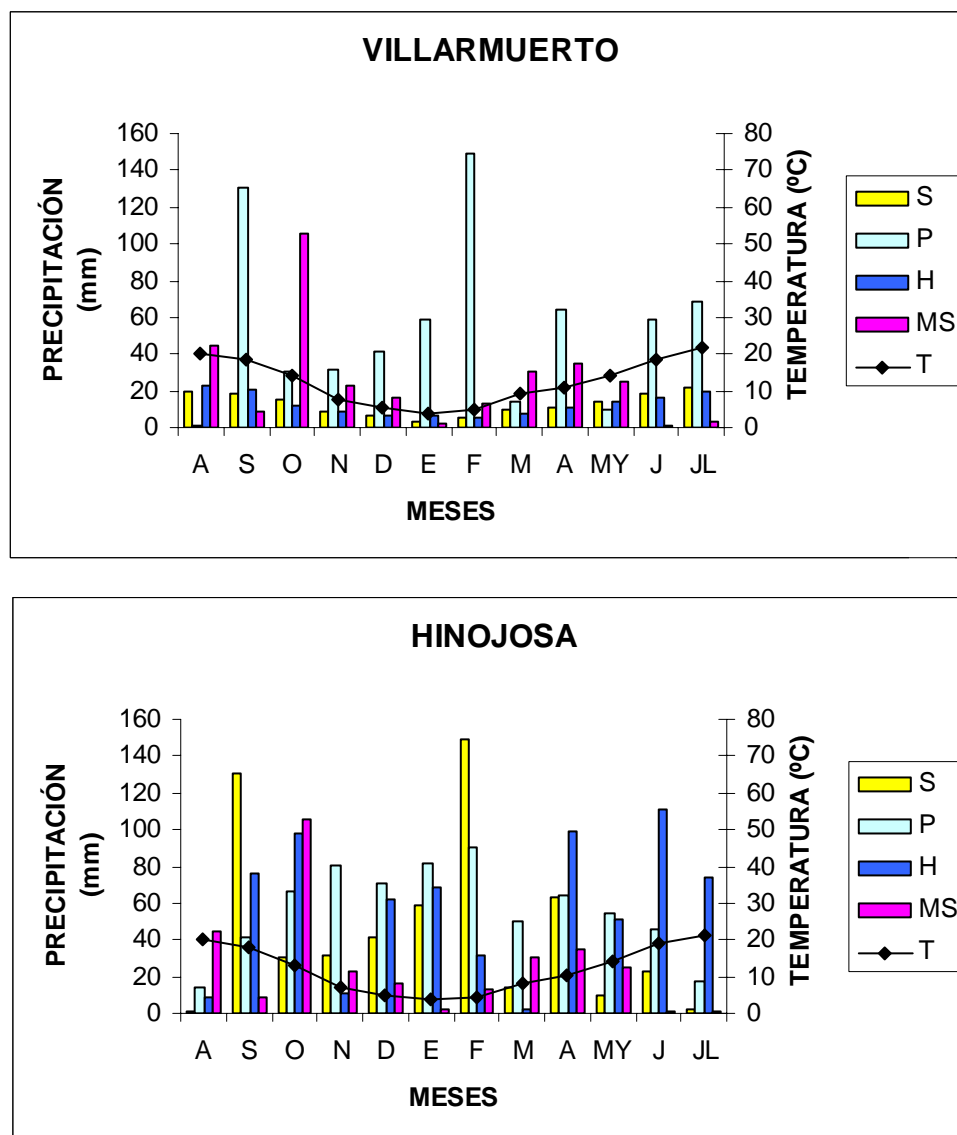


Figura III.2.6. Diagramas ombrotérmicos de los años, 1987 – 1988 - 2005; y gráfico de barras con los datos de precipitación mensuales en la estación de Villarmuerto e Hinojosa. S: año seco; P: precipitación media de 27 y 20 años respectivamente, H: año húmedo; MS: año muy seco; T; temperatura media.

Por tanto, nosotros asumimos que en el primer año de muestreo hay mayor estrés hídrico que en el segundo, pero menos que en el tercero, y los hemos denominado: Seco (S), Húmedo (H) y Muy Seco (MS), respectivamente. Los muestreos realizados cada año son independientes de los realizados en los años anteriores, y tampoco hay repetición de las plantas de matorral donde se han delimitado las diferentes posiciones.

La unidad de muestreo seleccionada fue de 20 x 20 cm (0,04 m²), al igual que en nuestros estudios previos (Fernández-Santos *et al.*, 1996); también en otros estudios se han usado medidas similares (20 x 20 cm, Osem *et al.*, 2007; 25 x 25 cm, Moro *et al.*, 1997a y b; Tielbörger y Kadmon, 2000; López-Pintor, 2001).

Para cada posición, en cada tipo de comunidad y en cada año (celdilla del diseño factorial) se realizaron 20 cuadrados. Estos cuadrados se delimitaron en 5 plantas de matorral (cuatro por planta), ya que inicialmente se planteó una cuarta fuente de variación: la orientación, que no se ha incluido en esta memoria, excepto para el análisis de la composición florística. Por ello, en el tratamiento de los datos, en los Anovas, se ha considerado cada orientación como un bloque y se ha eliminado del residual las diferencias entre orientaciones.

Así pues, en este estudio se han realizado un total de 720 cuadrados de 20 x 20 cm (0,04 m²), 20 para cada posición, tipo de comunidad y año. Por tanto, 120 en cada posición, 360 en cada tipo de comunidad y 240 en cada año.

III.4. MUESTREOS Y MÉTODOS DE OBTENCIÓN DE DATOS

Herbáceas

En cada inventario de muestreo (0,04 m²) se anotaron las especies presentes y el valor de importancia de cada una de ellas, expresado en términos de porcentaje de cobertura de su proyección vertical. Para hacer esta estimación, cada cuadro se dividía mediante líneas imaginarias en cuadrados más pequeños de tal forma que se facilitara el trabajo. A partir de los datos obtenidos para cada especie se calculó (mediante suma) la cobertura total y la cobertura de cada una de las principales familias: gramíneas, leguminosas, compuestas, “otras familias” (conjunto de las familias restantes). Debido a la superposición de los distintos estratos, la cobertura total podía ser superior al 100%.

Además, en cada cuadrado se recogió la biomasa aérea con cortadora eléctrica manual y/o tijeras. El peso en seco se obtuvo después de secar en el laboratorio con estufa de aire forzado, a 80 °C durante 24 horas (hasta peso constante). En el año muy seco, antes de meter la biomasa en la estufa, se separó el material por familias (los 4 grupos anteriores) y también se diferenció entre la biomasa que estaba verde y la que estaba seca en el momento de recolección. El material se guardó en un congelador desde su recogida hasta su manipulación.

Suelos

En el primer año de muestreo se tomaron 15 muestras de suelo en cada tipo de comunidad, tres cerca de cada planta de matorral. Las muestras se tomaron de los primeros 15-20 centímetros de profundidad; se cavó hasta esa profundidad, se mezcló y se tomó la muestra.

Estas 30 muestras de suelo se recogieron en unas bolsas de plástico y se transportaron al laboratorio donde fueron secadas al aire y tamizadas. Posteriormente se analizó: pH, materia orgánica, carbono, nitrógeno total, fósforo, potasio y calcio intercambiables, arena gruesa, arena fina, limo y arcilla.

La metodología para el análisis del suelo, así como el material utilizado, se describe a continuación.

- El valor de pH del suelo se obtuvo mediante mezcla directa de una alícuota de la muestra de agua destilada y medida directa sobre la misma con un electrodo Crison Micro pH 2002.
- El porcentaje de materia orgánica y de carbono se realizó por el método Walkley & Black 1934.
- La determinación de la concentración de nitrógeno total se realizó por el método de Kjeldhal.
- El fósforo se extrajo con una solución de fluoruro amónico y ácido clorhídrico según la técnica Bray II y se midió en un colorímetro la intensidad de la coloración resultante de la reacción con molibdato amónico y posterior medida con un espectrofotómetro.
- El potasio se determinó a través del método de absorción espectroscópica.
- La cantidad de calcio se determinó extrayéndolo con acetato amónico y posterior medida con un espectrofotómetro (Lakanen y Ervio, 1971).

- La determinación del porcentaje de las fracciones texturales del suelo se llevó a cabo por el método de la pipeta Robinson, que se basa en la dispersión completa de los agregados del suelo en sus partículas individuales.

III.5. TRATAMIENTO DE LOS DATOS

Comparaciones entre medias: ANOVAS y test *t* de Student

Para la mayor parte de las variables estudiadas se han planteado Anovas de tres vías (factores: posición, tipo de comunidad, año), y con ello ver si *C. multiflorus* tiene efecto significativo sobre las herbáceas y si el efecto varía según el nivel de estrés; es decir, se ha buscado la posible interacción entre factores. Cuando se obtuvo interacción triple y se comprobó, por tanto, que había que analizar cada factor en función de los otros, lo cual daba lugar a muchísimas comparaciones, nos centramos únicamente en las que más nos interesaban:

- A. Comparar las comunidades herbáceas “sin matorral” (posición 6) entre los dos tipos de comunidades y los tres años, para valorar los cambios espaciales y temporales sin que influya el matorral.
- B. Comparar las diferentes posiciones dentro de cada tipo de comunidad y año, para valorar el efecto del matorral en cada caso.

En bastantes ocasiones, la gran cantidad de comparaciones que va asociada al Anova de tres vías daba lugar a que en los contrastes “*a posteriori*” correspondientes a los análisis A y B no se obtuvieran tantas diferencias significativas entre pares como cuando se analizaban mediante Anovas más simples, de dos vías para A, y de una vía para B. Por ello, se optó por incluir estos últimos.

Las variables que sólo se han cuantificado un año: biomasa de cada una de las principales familias, biomasa verde, etc., se han analizado mediante Anovas de dos vías (factores: posición y tipo de comunidad).

En todos los Anovas se han comprobado previamente los requisitos de normalidad (con el test Kolmogorov-Smirnov) y homoscedasticidad (con el test Levene). En los casos en los que no se cumplían los requisitos (se especifican en los apartados

correspondientes de resultados), los datos han sido transformados según la transformación recomendada: log X+1 para biomasa y Arcoseno para cobertura. Cuando el análisis de Varianza detectaba diferencias significativas se aplicó el test de Tukey o de Scheffé (diferentes unidades muestrales) para los contrastes “*a posteriori*” entre pares de observaciones. El paquete estadístico utilizado fue STATISTICA 6.0, para la realización de las Anovas y, el SPSS 12.0 para los test de normalidad y homocedasticidad.

Para las variables edáficas, al comparar únicamente dos medias, se ha empleado el test *t* de Student. El programa estadístico utilizado en este caso fue el SPSS 12.

Diversidad específica.

Para cada inventario se analizó la diversidad específica (H'), empleando el índice de Shannon-Weaver (1949), que está basado en la teoría de la información y que toma la siguiente expresión:

$$H' = - \sum_{(i=1)}^{(i=S)} p_i \log_2 p_i$$

siendo S el número de especies de cada inventario y p_i el factor de proporcionalidad ($p_i = n_i/N$), que indica la relación entre la cobertura de cada especie (n_i) frente a la cobertura total del inventario (N).

La elección del índice de Shannon-Weaver de entre los numerosos disponibles respondió, sobre todo, a la posibilidad demostrada de extrapolación de la diversidad de una muestra a la diversidad real de la comunidad (García *et al.*, 1986; Magurrran, 1989). Además, este índice no juzga sobre el tipo de distribución, es relativamente independiente del tamaño de la muestra y en él intervienen poco las especies menos abundantes, que son las más susceptibles a los errores en el muestreo (Puerto *et al.*, 1989).

El análisis de la diversidad ha sido completado, en cada inventario, mediante el estudio de sus componentes: riqueza (S) y equitatividad o uniformidad (E).

Se utilizó como índice de equitatividad el definido por Pielou (1969), que viene dado por la fórmula: $E = - H'/H_{\max}$ ó bien $E = H'/\log_2 S$, siendo S = nº de especies, H' el

índice de Shannon y H_{\max} el mayor valor posible de diversidad que se alcanzaría en caso de que todas especies estuvieran igualmente representadas.

Todos los cálculos de los índices de diversidad y sus componentes, así como las gráficas correspondientes que resumen los resultados, fueron realizados con programa Microsoft Excel del Office 2000.

Análisis de la composición florística.

Se ha usado el análisis de ordenación de tipo DCA (Detrended Correspondence Analysis) para estimar, en primer lugar, la longitud del gradiente de la tasa de renovación de especies en unidades de desviación estándar (SD units). En esta información se basa la decisión de utilizar una aproximación linear o unimodal para describir la relación entre las especies y las variables ambientales (Becker *et al.*, 1988; ter Braak y Prentice, 1988; Ter Braak y Šmilauer, 1998, 2002). Tras proceder a la interpretación indirecta de los ejes de ordenación, se valoró mediante el índice de correlación de Kendall, la significación de la correlación entre las coordenadas de las muestras a lo largo de los ejes de ordenación y las variables explicativas. Las variables explicativas consideradas en este estudio fueron: tipo de comunidad, año y posición respecto de la leñosa.

El DCA fue realizado con el programa CANOCO versión 4.5 (Ter Braak y Šmilauer, 2002), empleando las opciones fijadas por defecto y sin eliminar las especies raras. Los coeficientes de correlación de Kendall se calcularon con el paquete estadístico STATISTICA 6.0. La parte gráfica fue desarrollada con el programa Microsoft Office Excel 2000.

Modelos de HOF

La respuesta de las especies individuales a lo largo del gradiente determinado por la posición respecto de la leñosa fue examinada, para cada combinación de año (húmedo, seco y muy seco) y tipo de comunidad (eutrófica y oligotrófica), usando los modelos de HOF (Huisman-Olff-Fresco; Huisman *et al.*, 1993). Se trata de una clasificación jerárquica de cinco modelos de respuesta individual de las especies, ordenados en sentido creciente de complejidad; 1) modelo I, sin tendencia por parte de las especies; 2) modelo II, tendencia creciente o decreciente ininterrumpida; 3) modelo

III, tendencia creciente o decreciente por debajo de una respuesta máxima asintótica; 4) modelo IV, respuesta unimodal simétrica; y 5) modelo V, respuesta unimodal asimétrica. Los Modelos de HOF constituyen un modo de describir las respuestas individuales de las especies que resultan tanto de las condiciones ambientales como de las interacciones inter- e intra-específicas (Lawesson y Oksanen, 2002).

El estadístico AIC (Akaike Information Criterion; Akaike, 1973) se empleó para seleccionar el modelo más apropiado de respuesta de cada especie (Burnham y Anderson, 2002; Johnson y Omland, 2004), teniendo en cuenta que menores valores del AIC indican un mejor (más parsimonioso) modelo. Únicamente se modelizó la respuesta de aquellas especies presentes con una frecuencia superior al 48 %, dentro de cada análisis.

Los modelos de HOF se realizaron usando el paquete GRAVY (Oksanen y Minchin, 2002; Oksanen, 2004) implementado en el entorno del software R versión 2.4.1 (R Development Core Team, 2006). La parte gráfica fue desarrollada con el programa Microsoft Office Excel 2000.

IV.1. CARACTERÍSTICAS DE LOS SUELOS EN LOS DOS TIPOS DE COMUNIDADES.

En las muestras de suelo, tomadas en el primer año de este estudio, con el fin de identificar los dos tipos de comunidades y los caracteres edáficos asociados a ellos, se analizó: pH, materia orgánica, carbono, nitrógeno total, fósforo, potasio y calcio intercambiables, arena gruesa, arena fina, limo y arcilla.

Para cada variable se ha realizado una *t* de Student, considerando los dos tipos de comunidades identificadas (eutrófica y oligotrófica) y se han detectado diferencias significativas en algunas de ellas (Tabla IV.1.1). Las diferencias estadísticas se hallan especialmente en las variables texturales: arena fina, arena gruesa, porcentaje de arcilla y sólo en cuatro bioquímicas: CaO (kg/ha), K₂O (%), MO (%) y C.

Tabla IV.1.1. Resultados para cada variable de los análisis *t* de Student realizados con los valores de los 30 suelos analizados en los tipos de comunidades eutrófica y oligotrófica.

TIPO DE COMUNIDAD					
VARIABLE	df	EUTROFICO	OLIGOTROFICO	T	P
Arcilla (%)	28	12,99±0,41	9,24 ± 1,08	3,257**	0,001
Limo (%)	28	12,05±1,07	10,34 ± 1,11	1,113	0,138
Arena fina (%)	28	51,70±4	29,50 ± 1,13	5,332**	<0,001
Arena gruesa (%)	28	17,93±2,66	48,10 ± 3,14	7,328**	<0,001
pH (H ₂ O)	28	5,09±0,06	4,92±0,13	1,234	0,114
CaO kg/Ha	28	1674,66±243,36	607,60 ± 62,7	4,246**	<0,001
MO (%)	28	2,24±0,20	1,45 ± 0,30	2,171*	0,019
C (%)	28	1,30±0,12	0,86 ± 0,19	1,947*	0,031
N (%)	28	0,11±0,008	0,08 ± 0,01	1,943*	0,031
C/N	28	11,92±0,35	10,49 ± 0,49	2,366*	0,013
P ₂ O ₅	28	43,33±11,94	37,67 ± 10,22	0,361	0,361
K ₂ O (%)	28	436,33±56,86	186,0 ± 18,6	4,185**	<0,001

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo

A continuación se detallan los resultados para cada una de las variables:

Porcentaje de Arcilla los suelos de la comunidad eutrófica presentaban mayor porcentaje de arcilla ($12,9\% \pm 0,4$) que los de la oligotrófica ($9,2 \pm 1,1$), siendo la diferencia altamente significativa.

Porcentaje de limo total: aunque en los suelos de la comunidad eutrófica se observa un mayor porcentaje de limo ($12,0 \pm 1,1$) que en la oligotrófica ($10,34 \pm 1, 1$), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas.

Porcentaje de arena fina: los suelos que presentaron mayor porcentaje de arena fina fueron los de la comunidad eutrófica ($51,7 \pm 4,0$) valores que difieren significativamente de los obtenidos en la oligotrófica ($29,5 \pm 1,1$).

Porcentaje de arena gruesa: los suelos de la comunidad oligotrófica contenían mayor porcentaje de arena gruesa ($48,1 \pm 3,1$), con lo cual se puede pensar que la retención de agua y nutrientes es baja. En los suelos de la comunidad eutrófica el porcentaje de arena gruesa fue menor ($17,9 \pm 2,7$) siendo la diferencia respecto a los de la comunidad oligotrófica altamente significativa.

pH (H₂O): en los dos tipos de comunidades (oligotrófica y eutrófica) los suelos eran moderadamente ácidos ($\text{pH}_{(\text{H}_2\text{O})} = 4,9$ y $5,1$ respectivamente), no difiriendo desde el punto de vista estadístico. Por lo tanto tienen una acidez intercambiable baja.

CaO (kg/ha): los valores para esta variable mostraron diferencias altamente significativas entre la comunidad eutrófica ($1674,6 \pm 243,4$) y la oligotrófica ($607,6 \pm 62,7$), siendo mayor el valor en la primera.

Porcentaje de materia orgánica: los suelos de la comunidad eutrófica mostraron un mayor porcentaje de materia orgánica ($2,2 \pm 0,2$) que los de la oligotrófica ($1,4 \pm 0,3$) La diferencia entre ambos valores es estadísticamente significativa.

Porcentaje de carbono: se aprecian diferencias significativas entre los dos tipos de comunidades en cuanto al porcentaje de carbono de sus suelos, que es más alto en los de la comunidad eutrófica ($1,3 \pm 0,1$) que en los de la oligotrófica ($0,8 \pm 0,2$).

Porcentaje de nitrógeno: el test de la t de Student no detectó diferencias significativas en esta variable entre los suelos de ambas comunidades, a pesar de que presentaban un valor medio más alto en la comunidad eutrófica ($0,1 \pm 0,008$) que en la oligotrófica ($0,08 \pm 0,01$).

Relación C/N: tampoco se encontraron diferencias significativas entre los suelos de ambas comunidades para esta variable, pues también presentaban valores muy similares. Concretamente los valores medios obtenidos fueron: $11,9 \pm 0,3$ para la comunidad eutrófica y $10,5 \pm 0,5$ para la oligotrófica.

P₂O₅: para esta variable tampoco se detectaron diferencias significativas. El valor medio más alto obtenido se registró en los suelos de la comunidad eutrófica ($43,3 \pm 11,9$) y un valor más bajo en los de la oligotrófica ($37,6 \pm 10,2$).

K₂O (%): los suelos de la comunidad eutrófica presentaban un mayor porcentaje de potasio ($436,3 \pm 56,9$) que los de la oligotrófica ($186,0 \pm 18,6$).

Así pues, los suelos del tipo de comunidad eutrófica presentan diferencias texturales con respecto a los de la oligotrófica. En general, los suelos de la comunidad eutrófica tienen una mayor proporción de fracciones finas, sobre todo tienen mayor porcentaje de arcilla, y menor proporción de arena gruesa; diferencias significativas en ambos casos. Asimismo, los valores de materia orgánica obtenidos son significativamente ($p=0,02$) superiores en los suelos de la comunidad eutrófica que en los de la oligotrófica. Con estas características puede decirse que los primeros son suelos con mejor estructura y, por tanto, con mayor capacidad de retención de agua en la capa superficial.

En cuanto a las características químicas, los suelos de la comunidad eutrófica no difieren significativamente de los de la oligotrófica, ni en el contenido de nitrógeno total, ni en el de fósforo intercambiable, pero tienen mayor contenido en calcio, potasio y carbono (diferencias significativas en los tres casos). Además, presentan un pH ligeramente menos ácido (no estadísticamente significativo), relacionado con su mayor contenido en calcio. Con ello, puede considerarse que son relativamente más ricos en nutrientes que los suelos de la comunidad oligotrófica.

Sintetizando, los suelos del tipo de comunidad eutrófica presentan una mayor capacidad de retención de agua superficial y un mayor contenido de nutrientes.

IV.2. BIOMASA AÉREA TOTAL

Los valores medios de biomasa aérea de herbáceas obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la planta de matorral en cada año y tipo de comunidad quedan comprendidas en un amplio rango ($13,7 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 1,3$ en el año húmedo, eutrófica, posición 6 y $1,1 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,1$ en el año muy seco, oligotrófica, posición 6). Para analizar el efecto del matorral sobre la biomasa se consideraron tres factores a la vez: tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral, con el objeto de ver si existe efecto sobre la biomasa aérea y si ese efecto cambia según el año y el tipo de comunidad (interacción entre factores). Ha sido necesario realizar la transformación $\log(x + 1)$ de los datos, para conseguir homocedasticidad entre los grupos.

En el análisis de la varianza de tres vías (Tabla IV.2.1), se detectan diferencias significativas para los tres factores: tipo de comunidad, año y posición, y a su vez una interacción significativa entre los tres. Esto indica que: 1) hay diferencias en biomasa aérea entre los dos tipos de comunidades pero la tendencia no es igual todos los años ni en todas las posiciones; 2) hay diferencias significativas en biomasa entre los tres años pero la tendencia no es igual en los dos tipos de comunidades ni para las diferentes posiciones y 3) hay efecto significativo del matorral sobre la biomasa de herbáceas según la posición respecto a la leñosa pero ese efecto no sigue la misma tendencia todos los años ni en los dos tipos de comunidades. Este último es el resultado que buscábamos como objetivo principal.

Tabla IV.2.1. Resultados del análisis de la varianza de tres vías (tipo de comunidad, año y posición al matorral), obtenidos para la biomasa aérea de herbáceas tras la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

BIOMASA AREA				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	23,99	912,79**	<0,001
Año (2)	2	11,36	432,37**	<0,001
Posición (3)	5	0,077	2,92*	0,01
1x2	2	0,02	0,90	0,41
1x3	5	0,04	1,41	0,22
2x3	10	0,04	1,41	0,17
1x2x3	10	0,05	2,05*	0,03

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

A la vista de estos resultados, y como ya se ha explicado en el capítulo de métodos, pasamos a llevar a cabo únicamente las comparaciones que más nos interesan:

- a) caracterizar las comunidades de herbáceas “sin matorral”, considerando la posición más alejada del matorral (posición 6), en los distintos años, y
- b) analizar el efecto del matorral (variable posición) en cada tipo de comunidad y año.

a) Comunidad de herbáceas “sin matorral” (posición 6).

En el Anova de dos vías (tipo de comunidad y año) de todos los datos transformados $\log(x + 1)$ (Tabla IV.2.2), se detectan diferencias significativas para los dos factores y no hay interacción significativa clara pero está próximo a ella ($p=0,07$), y se va a analizar como tal.

Tabla IV.2.2 Resultados de los análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año), obtenidos para la biomasa aérea de herbáceas en la posición 6, tras la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

BIOMASA AREA				
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	3,74	160,52**	1,702E-23
Año (2)	2	2,57	110,48**	2,080E-27
1x2	2	0,03	1,13*	0,07

** $p < 0,01$ altamente significativo; * $p < 0,05$ significativo; * $p < 0,1$ probablemente significativo

En los contrastes “*a posteriori*” (Figura IV.2.1), se aprecia que dentro de cada tipo de comunidad los años húmedo y seco presentan una mayor biomasa aérea que en el año muy seco, diferencias estadísticamente significativas; además, aunque sin significación estadística, el valor medio de biomasa obtenido en el año húmedo es más alto que en el año seco, sobre todo en el tipo de comunidad oligotrófica. Al comparar los dos tipos de comunidades entre sí, se aprecia que la biomasa en la eutrófica siempre es significativamente mayor que en la oligotrófica dentro del mismo año. Cabe destacar que el valor medio de biomasa aérea obtenido el año muy seco en el tipo de comunidad eutrófica es similar a los valores medios obtenidos en los años húmedo y seco del tipo de comunidad oligotrófica.

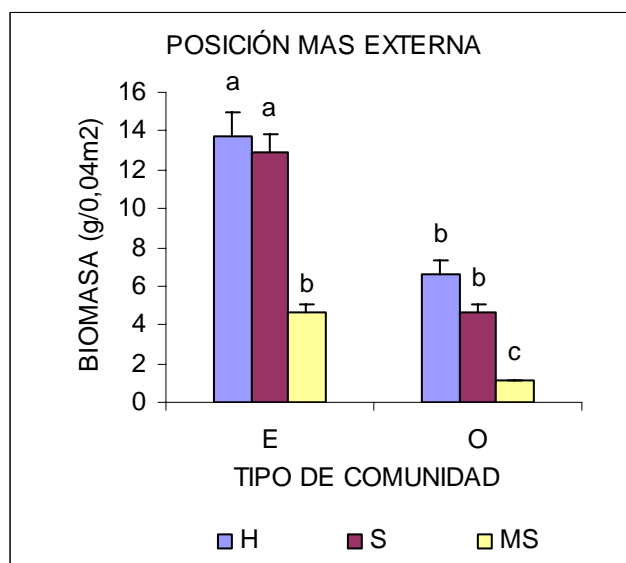


Figura IV.2.1. Valores medios (n=20) y errores estándar de biomasa aérea de herbáceas, obtenidos en la posición 6 para cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año (H: húmedo; S: seco; MS: muy seco). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0,05$.

b) Efecto del matorral sobre las comunidades herbáceas (Variable posición).

En cuanto al efecto del matorral sobre la biomasa aérea, como depende también de los otros dos factores, pasaremos a analizar la posición para cada uno de los niveles de los otros dos factores considerados; es decir analizaremos el efecto del matorral (la posición) dentro de cada comunidad y año de muestreo. Los resultados de los Anovas de una vía, se incluyen en la tabla IV.2.3 y los valores medios \pm error estándar así como los contrastes “*a posteriori*” en la figura IV.2.2. Para obtener homoscedasticidad entre los grupos sólo ha sido necesario efectuar la transformación $\log(x + 1)$ en el tipo de comunidad oligotrófica, años húmedo y seco.

Tabla IV.2.3. Resultados del análisis de la varianza de una vía (posición respecto al matorral), obtenidos para la biomasa aérea de herbáceas en cada año y tipo de comunidad. Transformación $\log(x + 1)$ de los datos correspondientes al tipo de comunidad oligotrófica, años húmedo y seco.

	BIOMASA AREA						
	EUTROFICO				OLIGOTROFICO		
	df	MC	F	p	MC	F	p
AÑO HUMEDO	5	20,16	1,74	0,186	0,22	3,74**	0,021
AÑO SECO	5	11,23	1,22	0,347	0,01	0,56	0,731
AÑO MUY SECO	5	1,10	0,51	0,761	0,65	3,64**	0,004

** $p < 0,01$ altamente significativo; * $p < 0,05$ significativo; * $p < 0,1$ probablemente significativo.

En el año húmedo, se aprecia que el matorral ejerce un efecto negativo sobre la biomasa de herbáceas en los dos tipos de comunidades, pero solo es estadísticamente significativo en el tipo de comunidad oligotrófica. Los contrastes “*a posteriori*” evidencian diferencias significativas entre la posición 1 y las posiciones 4, 5 y 6 (Figura IV.2.2). Como tendencia se aprecian valores menores en las dos posiciones bajo el matorral que en las de fuera, en los dos tipos de comunidades.

En el año seco no se detectan diferencias estadísticamente significativas en ningún tipo de comunidad (Tabla IV.2.3). No obstante, mientras que en el tipo de comunidad eutrófica se observa un valor medio algo menor en la posición 1, es decir, un cierto efecto negativo, en el tipo de comunidad oligotrófica no se aprecia efecto alguno, los valores medios de las seis posiciones son muy similares.

En el año muy seco, no se observan cambios significativos con la posición tipo de comunidad eutrófica. Sin embargo, se aprecia un efecto positivo, estadísticamente significativo, por parte del matorral en el tipo de comunidad oligotrófica, puesto que las posiciones 1 y 2 (bajo la cubierta del matorral) difieren significativamente de las posiciones 5 y 6 (claramente fuera del área de proyección).

Por tanto, en general se aprecia que el efecto (balance final de efectos) del matorral sobre la biomasa aérea de herbáceas va cambiando según varía el gradiente de humedad, pasando de negativo – neutro - hasta positivo a medida que va aumentando el estrés hídrico (menor precipitación y peores condiciones edáficas). En el año húmedo, tanto en el tipo de comunidad eutrófica como en la oligotrófica, *C. multiflorus* ejerce un efecto negativo en la biomasa aérea bajo su cubierta, es decir, aunque no siempre sea estadísticamente significativo, se aprecian valores medios de biomasa aérea más bajos. En el año seco y tipo de comunidad eutrófica el efecto negativo es menor, se aprecia un valor medio de biomasa ligeramente más bajo en la posición 1, sin significación estadística, pero no en la posición 2 (también bajo la cubierta del matorral). Ese mismo año en el tipo de comunidad oligotrófica no se aprecia efecto alguno, el valor de biomasa aérea es similar en todas las posiciones. Esto último se aprecia de forma análoga en el año muy seco y tipo de comunidad eutrófica. Ahora bien, cuando el estrés hídrico es aún mayor, año muy seco y tipo de comunidad oligotrófica, se detecta un cambio de signo, es decir, un efecto positivo (facilitador) significativo sobre la biomasa aérea de herbáceas bajo la cubierta del matorral.

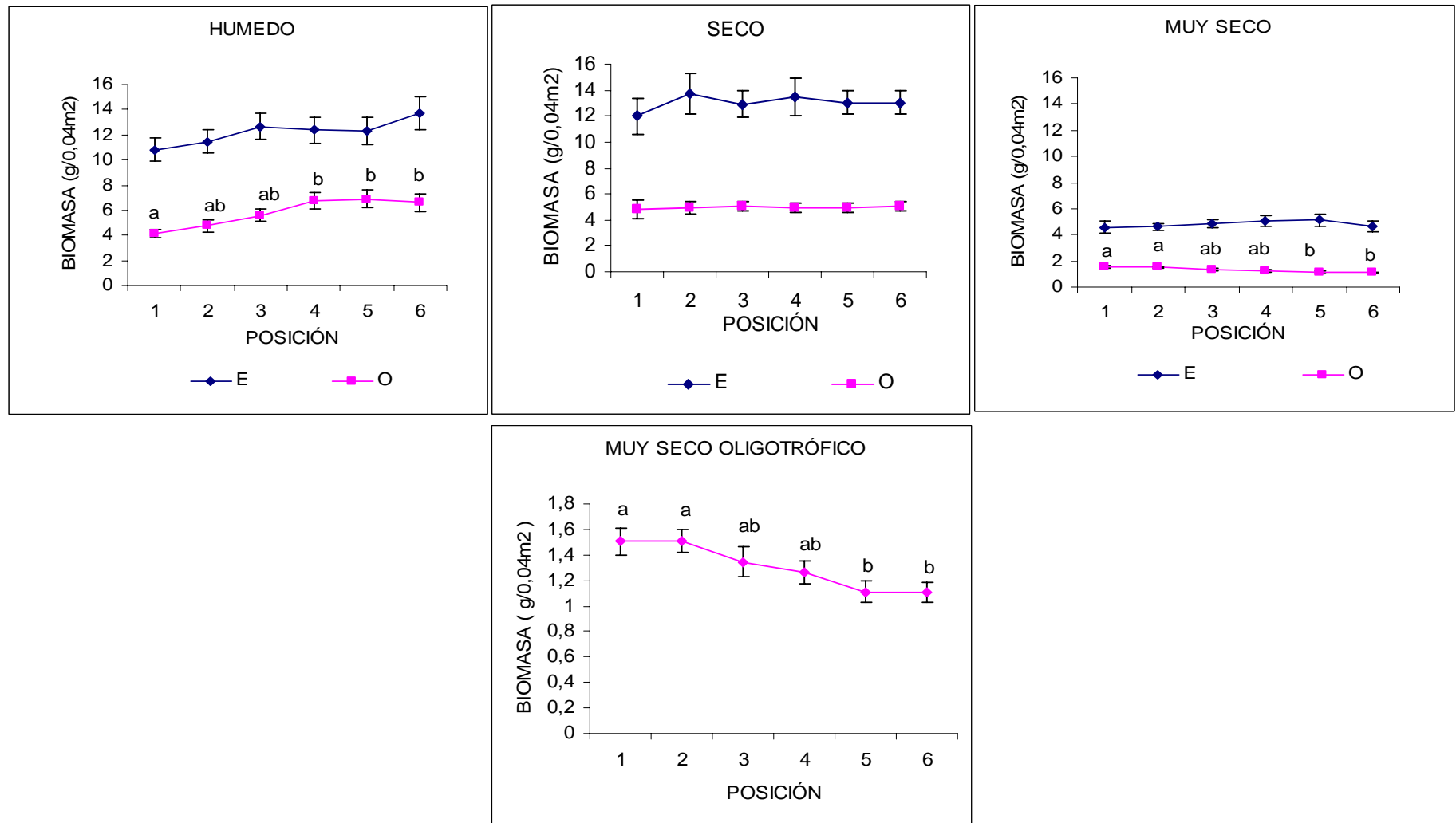


Figura. IV.2.2. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de biomasa aérea de herbáceas, obtenidos en función de la posición al matorral en cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año. Ampliación para el año muy seco tipo de comunidad oligotrófica. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

IV.3. COBERTURA TOTAL DE HERBÁCEAS

Los valores medios de cobertura total (%) obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la leñosa en los tres años de muestreo y los dos tipos de comunidades, están comprendidos entre $165,7 \pm 8,5$ correspondiente al año seco eutrófica, posición 6, y $41,9 \pm 3,3$ perteneciente al año muy seco oligotrófica, posición 6. El valor medio más alto obtenido en el año húmedo, está muy próximo al máximo registrado y se halló también en el tipo de comunidad eutrófica, posición 6 ($155,1 \pm 5,4$).

Se realizó un Anova de tres vías: tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral, para analizar si este matorral tiene efecto sobre la cobertura total, y si el efecto es siempre el mismo o cambia según el año y el tipo de comunidad (interacción de factores). Fue necesario realizar la transformación arcoseno de los datos para lograr la homocedasticidad entre los grupos y poder hacer este análisis conjunto. En el Anova se detectan diferencias altamente significativas en los 3 factores estudiados e interacción triple (Tabla IV.3.1).

Tabla IV.3.1. Resultados del análisis de la varianza de tres vías (tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura total de herbáceas tras la transformación arcoseno de los datos.

COBERTURA TOTAL				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	47,04	330,67**	<0,001
Año (2)	2	17,30	121,58**	<0,001
Posición (3)	5	0,44	3,09**	0,009
1x2	2	0,60	4,20*	0,015
1x3	5	0,17	1,23	0,291
2x3	10	0,85	5,96**	1,101E-08
1x2x3	10	0,66	4,65**	1,930E-06

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Los resultados de este Anova indican que: 1) la cobertura total en los dos tipos de comunidades es diferente pero la tendencia no es igual en todos los años ni en todas las posiciones; 2) la cobertura total es diferente entre los tres años pero la tendencia no es igual en los dos tipos de comunidades ni para todas las posiciones; 3) el matorral ejerce un efecto significativo sobre la cobertura total según la posición pero las tendencias no son iguales en los dos tipos de comunidades ni en los tres años de muestreo.

Ante estos resultados y al igual que para la variable biomasa aérea, hemos pasado a analizar únicamente las comparaciones que más nos interesan:

- a) caracterizar las comunidades de herbáceas “sin matorral” en los distintos años, teniendo en cuenta la posición mas alejada al centro de la leñosa (posición 6), y
- b) analizar el efecto del matorral (variable posición) sobre la cobertura total de herbáceas en cada año y tipo de comunidad.

a) Comunidad de herbáceas “sin matorral” (posición 6).

En el análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año), obtenido tras la transformación arcoseno de los datos, se detectan diferencias significativas para los dos factores estudiados y no hay interacción significativa (Tabla IV.3.2).

Tabla IV.3.2. Resultados de los análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año), obtenidos para cobertura total en la posición 6, tras la transformación arcoseno de los datos.

	COBERTURA TOTAL			
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	11,27	67,86**	4,033E-13
Año (2)	2	6,40	38,54**	2,058E-13
1x2	2	0,22	1,33	0,267

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Por lo tanto, se obtiene que la cobertura total de herbáceas en la posición 6 es diferente en los dos tipos de comunidades, mayor en la eutrófica que en la oligotrófica, y este resultado no depende del año de muestreo; los valores medios de los tres años son: $137,3 \pm 6,2$ en la eutrófica y $80,6 \pm 6,6$ en la oligotrófica. Por otro lado, se obtiene que la cobertura total de herbáceas en esta posición es significativamente diferente según el año de muestreo y este resultado no depende del tipo de comunidad. En los

contrastes “*a posteriori*” (Figura IV.3.1) se detecta que la cobertura en el año muy seco es significativamente menor que en el año seco y en el húmedo; entre estos dos últimos años no se obtienen diferencias.

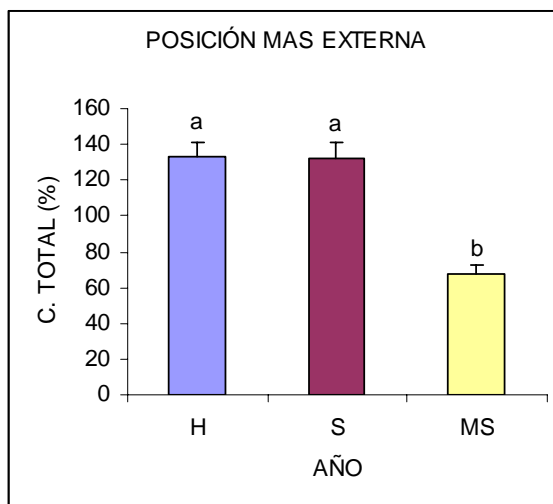


Figura IV.3.1. Valores medios ($n=40$) y errores estándar de cobertura total, obtenidos para cada año. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

Este último resultado, la ausencia de diferencias en cobertura en la posición 6 entre los años húmedo y seco, nos ha llevado a analizar los datos con más detalle en cada tipo de comunidad. Los valores medios obtenidos para cada año en cada tipo de comunidad (Figura IV.3.2.) ponen de manifiesto que, como era de esperar, la cobertura en el año húmedo es mayor que en el seco dentro del tipo de comunidad oligotrófica, aunque la diferencia no sea significativa; en el tipo de comunidad eutrófica no ocurre lo mismo.

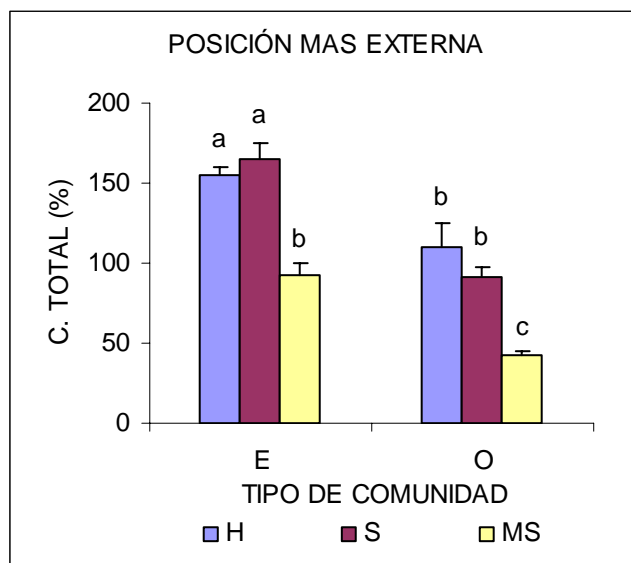


Figura IV.3.2. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de cobertura total obtenidos en la posición 6, para cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año (H: húmedo; S: seco; MS: muy seco). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas $p<0,05$.

b) Efecto del matorral sobre las comunidades herbáceas (Variable posición).

Ahora se analizará el efecto del matorral sobre la cobertura total de herbáceas dentro de cada tipo de comunidad y año. Los resultados de los Anovas de una vía (posición) se muestran en la tabla IV.3.3 y los valores medios \pm errores estándar así como los contrastes “*a posteriori*” en la figura IV.3.2. Se efectuó la transformación arcoseno de los datos en el tipo de comunidad oligotrófica, años húmedo y muy seco, para lograr homocedasticidad entre grupos.

Tabla IV.3.3 Resultados del análisis de la varianza de una vía (posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura total en cada año y tipo de comunidad. Transformación arcoseno de los datos en el tipo de comunidad oligotrófica, años húmedo y muy seco.

	COBERTURA TOTAL						
	EUTROFICO				OLIGOTROFICO		
	df	MC	F	p	MC	F	p
AÑO HUMEDO	5	883,55	1,26	0,332	0,33	3,80*	0,020
AÑO SECO	5	5999,9	3,27*	0,034	3420,87	5,83**	0,0001
AÑO MUY SECO	5	705,23	1,17	0,368	1,86	11,89**	2,879E-09

** $p<0,01$ altamente significativo; * $p<0,05$ significativo; * $p<0,1$ probablemente significativo

En el año húmedo se detectan diferencias significativas en el tipo de comunidad oligotrófica, (Tabla IV.3.3) la posición 1 difiere de la 5 y 6 (ambas claramente fuera de la cubierta). En el eutrófica se aprecian también valores bajos en la posición 1 pero la diferencia no es significativa. En el año seco se detectan diferencias estadísticamente significativas, en los dos tipos de comunidades; en el tipo de comunidad eutrófica la posición 1 bajo la cubierta difiere significativamente de las dos posiciones claramente fuera del área de proyección al igual que en el año húmedo comunidad oligotrófica; mientras que en la oligotrófica del año seco la posición 1 difiere de las cuatro últimas posiciones es decir, el efecto del matorral parece aún mas negativo en estas situaciones más secas.

Ahora bien en el año muy seco se aprecian cambios notables sobre todo en el tipo de comunidad oligotrófica; en el tipo de comunidad eutrófica la tendencia, es a aumentar levemente la cobertura en la medida que nos alejamos del matorral, pero las diferencias no son estadísticamente significativas. Sin embargo, en el tipo de comunidad oligotrófica y de manera estadísticamente significativa, el comportamiento es opuesto; es decir, los valores medios obtenidos en las dos posiciones bajo la cubierta son significativamente mayores que los de las posiciones mas alejadas del centro de la leñosa (posiciones 4, 5 y 6); y el valor de la posición 3 (de borde) también es mayor que el valor de las dos posiciones claramente fuera de la cubierta del matorral.

Así pues, en primer lugar, en los años húmedo y seco se aprecia un efecto negativo del matorral sobre la cobertura total de herbáceas, que se va acentuando según aumenta el estrés hídrico: 1) en el año húmedo y tipo de comunidad eutrófica se aprecia un leve efecto negativo no significativo, 2) el efecto negativo sí es significativo ese año en el tipo de comunidad oligotrófica, así como en el año seco y tipo de comunidad eutrófica, y 3) el mayor efecto negativo significativo se aprecia en el año seco y tipo de comunidad oligotrófica.

Sin embargo, en el año muy seco hay un claro cambio de tendencia ya que en el tipo de comunidad eutrófica apenas se aprecia efecto del matorral y en el tipo de comunidad oligotrófica se obtiene un claro efecto positivo bajo la cubierta; es decir, en las condiciones de mayor estrés hídrico de nuestro estudio se aprecia facilitación sobre la cobertura total de herbáceas.

COBERTURA TOTAL

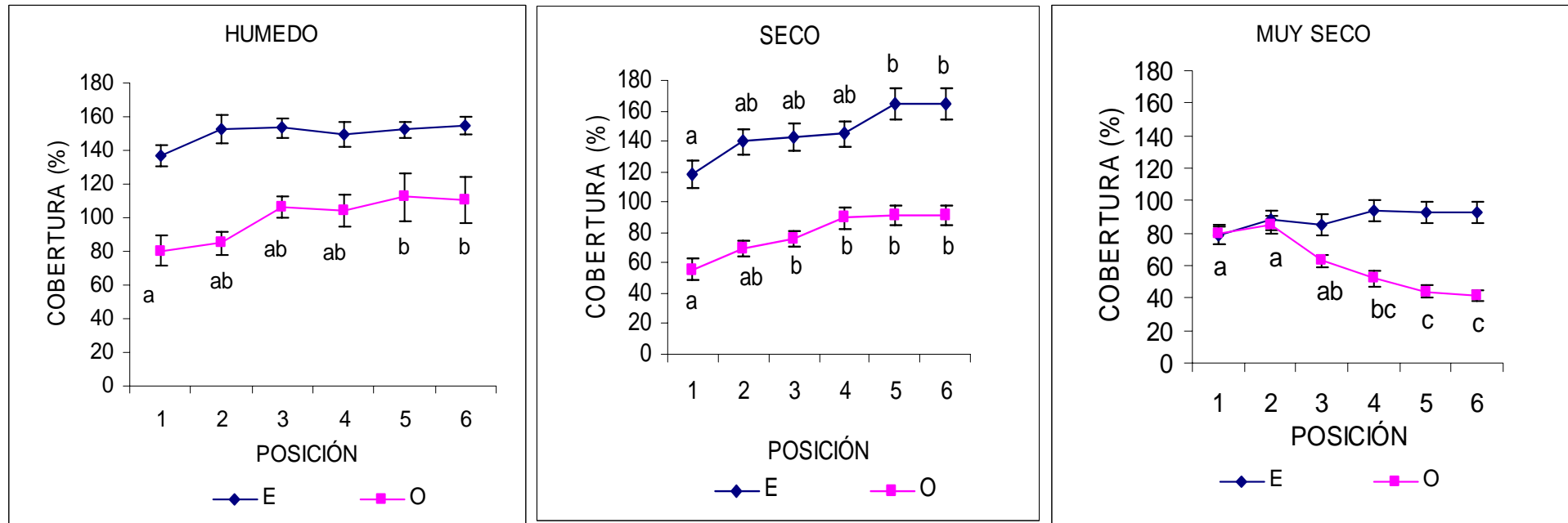


Figura IV.3.2. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de cobertura total de herbáceas obtenidos en las diferentes posiciones respecto al matorral en cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey, diferentes letras indican diferencias significativas $p<0,05$.

IV.4. COBERTURA DE LAS PRINCIPALES FAMILIAS

IV.4.1. Familias principales

En los 720 cuadrados de muestreo inventariados en este estudio, 240 para cada año (húmedo, seco y muy seco) se han encontrado 162 especies pertenecientes a 29 familias. Las familias con las mayores coberturas son: gramíneas, leguminosas y compuestas. Las familias restantes se recogen en el grupo “otras familias”. Los valores medios obtenidos para cada una de estas familias en cada uno de los tres años de muestreo y de los dos tipos de comunidades se muestran en la Tabla IV.4.1.1.

Tabla IV.4.1.1. Valor medio de cobertura (%) obtenido para las principales familias en cada año de muestreo y tipo de comunidad (E: eutrófica; O: Oligotrófica).

	AÑO HUMEDO		AÑO SECO		AÑO MUY SECO	
FAMILIA	E	O	E	O	E	O
GRAMINEAS (A)	1 62,65	2 28,17	2 34,53	1 40,89	1 46,76	1 29,84
LEGUMINOSAS (B)	3 24,56	4 8,51	1 65,30	3 18,14	3 11,54	4 2,57
COMPUESTAS (C)	2 42,95	3 24,32	4 16,97	2 19,61	2 17,89	3 9,34
OTRAS FAMILIAS	4 19,84	1 37,30	3 24,89	4 10,76	4 8,78	2 19,13
A+B+C	130,16	61,00	116,80	78,64	76,19	41,75

Los números en rojo indican orden de cobertura dentro de cada año y tipo de comunidad

En este estudio las familias: *Gramineae*, *Leguminosae* y *Compositae* están muy bien representadas en todos los casos, aportando más del 61% de cobertura de la unidad de muestreo, excepto en el año muy seco tipo de comunidad oligotrófica donde el porcentaje es del 42%.

La cobertura de las comunidades está fuertemente influenciada por la familia de las gramíneas ya que son las más abundantes en todos los casos, excepto en el año húmedo tipo de comunidad oligotrófica y año seco tipo de comunidad eutrófica, en los que es la segunda en cuanto a porcentaje. El mayor valor medio de esta familia, se obtiene en el año húmedo comunidad eutrófica con más del 60% de cobertura. En todos los casos analizados el valor medio supera el 28%.

La familia de las compuestas es la segunda mejor representada en este estudio (en el 50% de los casos). Su mayor valor medio se obtiene en el año húmedo tipo de comunidad eutrófica aunque no es muy claro ya que en el año muy seco tipo de comunidad oligotrófica pasa a la última posición. Las compuestas parecen desarrollarse algo mejor en el año húmedo y por lo general los valores medios rondan el 20%.

La familia de las leguminosas suele ser la tercera en importancia en cuanto a cobertura aunque en el año seco tipo de comunidad eutrófica tiene un valor medio muy alto (65%) y ocupa la primera posición. Por el contrario, su más baja representación se aprecia en el año muy seco tipo de comunidad oligotrófica con menos de un 3%. En general esta familia presenta una gran variabilidad entre años y tipos de comunidades.

El grupo “otras familias” en la mayoría de los casos, es el menos abundante, excepto en el año húmedo comunidad oligotrófica en el cual es la primera en porcentaje (37%). Parecen ser más importantes en el tipo de comunidad oligotrófica. El menor valor medio se obtiene en el tipo de comunidad eutrófica año muy seco (no llega al 9%).

IV.4.2. Cobertura de gramíneas.

Los valores medios de cobertura de gramíneas (%) obtenidos en las diferentes posiciones respecto a la leñosa en cada año de muestreo y tipo de comunidad presentan un amplio rango; el valor medio más alto se halló en el año húmedo y tipo de comunidad eutrófica, en la posición 2 bajo el matorral ($75,8 \pm 8,0$), y el valor medio más bajo se halló en el año muy seco y tipo de comunidad oligotrófica, en la posición 6 ($7,4 \pm 1,0$). Para poder valorar el efecto del matorral se realizó un Anova donde se tuvieron en cuenta los factores: tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral, para así poder observar si existe efecto del matorral sobre la cobertura de gramíneas y si la tendencia se mantiene siempre o si, por el contrario, cambia de acuerdo con el año y el tipo de comunidad (interacción entre factores). Se realizó la transformación de los datos (arcoseno) para así conseguir la homocedasticidad entre los grupos y poder hacer este análisis conjunto.

En la tabla IV.4.2.1 se muestran los resultados del análisis de la varianza de tres vías donde los 3 factores y la interacción triple entre ellos son estadísticamente significativos. Estos resultados indican que: 1) los dos tipos de comunidades presentan una cobertura de gramíneas diferente pero esta diferencia no es igual en todos los años

ni en todas las posiciones; 2) la cobertura de gramíneas difiere significativamente entre los tres años pero no de la misma forma en los dos tipos de comunidades ni en las diferentes posiciones; y 3) el matorral ejerce un efecto significativo sobre la cobertura de gramíneas según la posición pero no de la misma forma en los diferentes años de muestreo y tipos de comunidades.

Tabla IV.4.2.1. Resultados del análisis de la varianza de tres vías (tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura de gramíneas tras la transformación arcoseno de los datos.

GRAMINEAS				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	70,54	120,24**	8,081E-26
Año (2)	2	12,21	20,81**	1,725E-09
Posición (3)	5	3,17	5,41**	6,920E-05
1x2	2	5,92	10,09**	4,821E-05
1x3	5	1,20	2,05*	0,069
2x3	10	2,86	4,88**	8,164E-07
1x2x3	10	2,80	4,78**	1,193E-06

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

De acuerdo con los resultados obtenidos se pasará a hacer las comparaciones que más nos interesan:

- en primer lugar, se caracteriza la cobertura de gramíneas en la comunidad “sin matorral” tomando como referencia la posición más alejada a la leñosa (posición 6) en los distintos años; y
- en segundo lugar, se analiza el efecto del matorral (variable posición) sobre la cobertura de gramíneas en cada tipo de comunidad y año.

a) Comunidad de herbáceas “sin matorral” (posición 6).

En la tabla IV.4.2.2 se muestran los resultados del Anova de dos vías (tipo de comunidad y año) de los datos transformados con la función arcoseno, donde los dos factores y la interacción entre ellos son significativos. Esto indica que, por un lado, los dos tipos de comunidades presentan una cobertura de gramíneas diferente en la posición 6 pero esta diferencia no es igual en los tres años de muestreo y, por otro, que la

cobertura de gramíneas en esta posición difiere significativamente entre los tres años pero la tendencia no es igual en los dos tipos de comunidades.

Como se aprecia en la figura IV.4.2.1, donde se representan los valores medios y los contrastes “*a posteriori*”, en el tipo de comunidad eutrófica los tres años tienen coberturas de gramíneas similares, sin diferencias significativas entre ellos. Por otra parte en el tipo de comunidad oligotrófica los años húmedo y seco presentan una mayor cobertura de gramíneas que el año muy seco; entre los dos primeros el valor medio es mayor en el año húmedo que en el año seco pero la diferencia no es estadísticamente significativa. Si se comparan los dos tipos de comunidades en cada año de muestreo se aprecia que los valores medios de cobertura de gramíneas son más altos en el tipo de comunidad eutrófica aunque sólo es estadísticamente significativo en el año muy seco. El valor medio más bajo se obtiene en el año muy seco y tipo de comunidad oligotrófica y la diferencia es significativa con todas las demás medias. El valor medio más alto se halla en el año húmedo y tipo de comunidad eutrófica. Estos resultados ponen de manifiesto que la cobertura de esta familia se ve favorecida cuando las condiciones de humedad son mejores.

Tabla IV.4.2.2. Resultados de los análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año), obtenidos para la cobertura de gramíneas en la posición 6, tras la transformación arcoseno de los datos.

COBERTURA GRAMINEAS				
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	23,39	49,36**	1,873E-10
Año (2)	2	4,86	10,25**	8,249E-05
1x2	2	4,81	10,15**	9,031E-05

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

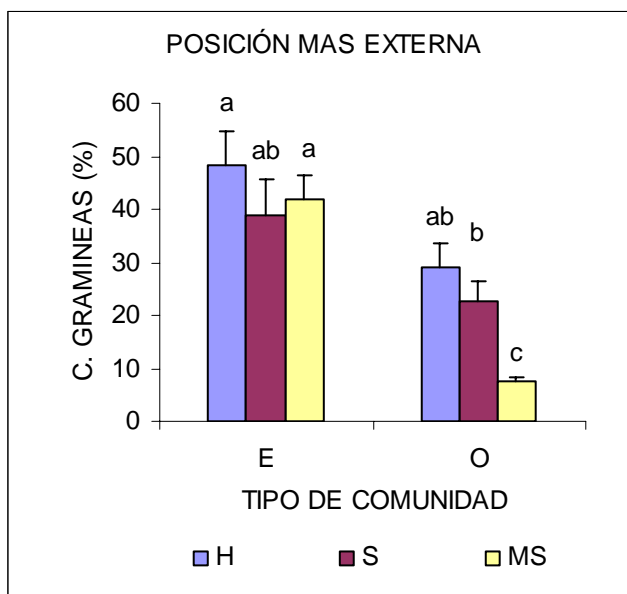


Figura IV.4.2.1. Valores medios (n=20) y errores estándar de la cobertura de gramíneas obtenidos en la posición 6, para cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año (H: húmedo; S: seco; MS: muy seco). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0,05$.

b) Efecto del matorral sobre las comunidades herbáceas (Variable posición).

Ahora se pasará a analizar la posición para cada uno de los niveles de los otros factores considerados; es decir, se analizará el efecto de la posición dentro de cada comunidad y año. En la tabla IV.4.2.3 se resumen los resultados obtenidos de los Anovas de una vía y en la figura IV.4.2.2 se representan los valores medios \pm errores estándar, además de los contrastes “*a posteriori*”. Para realizar el Anova en el año muy seco y tipo de comunidad oligotrófica se realizó la transformación arcoseno de los datos para lograr la homocedasticidad entre grupos.

Tabla IV.4.2.3. Resultados del análisis de la varianza de una vía (posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura de gramíneas, en cada año y tipo de comunidad. Transformación arcoseno de los datos en el año muy seco tipo de comunidad oligotrófica.

	COBERTURA GRAMINEAS						
	EUTROFICO				OLIGOTROFICO		
	df	MC	F	p	MC	F	p
AÑO HUMEDO	5	2793,91	6,15**	0,003	52,90	0,72	0,615
AÑO SECO	5	282,73	0,36	0,834	246,30	0,61	0,684
AÑO MUY SECO	5	443,81	1,71	0,193	14,18	30,95**	8,7E-20

** $p < 0,01$ altamente significativo; * $p < 0,05$ significativo; * $p < 0,1$ probablemente significativo

Como se aprecia en la tabla IV.4.2.3 sólo se detectan diferencias significativas en los dos Anovas extremos: año húmedo tipo de comunidad eutrófica y año muy seco tipo de comunidad oligotrófica. Analizando de forma más detenida, en el tipo de comunidad eutrófica se aprecian diferentes tendencias de acuerdo con el año. En el año de mayor precipitación, en las posiciones 1 y 2 (bajo la cubierta del matorral) hay un mayor desarrollo de la cobertura de gramíneas que difiere estadísticamente de las coberturas obtenidas en las posiciones 4, 5 y 6 (fuera de su área de proyección) (Figura IV.4.2.2). En el año seco no se aprecia una tendencia clara y en el año muy seco se observa un leve incremento de la cobertura de esta familia bajo la cubierta del matorral pero sin llegar a ser estadísticamente significativa.

Dentro del tipo de comunidad oligotrófica, en el año húmedo no se aprecian cambios de cobertura a medida que nos alejamos del centro de la leñosa (Figura IV.4.2.2); sin embargo, en el año seco en la posición 1 tiende a verse un incremento de la cobertura de gramíneas, sin llegar a ser estadísticamente significativa (Figura IV.4.2.2). Ya en el año muy seco la cobertura de gramíneas experimenta un aumento bajo la cubierta de la leñosa que resulta estadísticamente significativo.

En general, se aprecia que en el tipo de comunidad eutrófica y en el año húmedo se observan las mayores coberturas de esta familia, y además se ve facilitado por la presencia del matorral (estadísticamente significativa). Dentro del tipo de comunidad oligotrófica se observa un efecto del matorral que va siendo más positivo a medida que disminuye la disponibilidad de agua: en el año húmedo no se aprecia ningún efecto, en el año seco ya empieza a verse un leve efecto positivo (aunque sin significación estadística) y en el año muy seco se detecta facilitación con significación estadística. Es importante resaltar que esta familia se ve facilitada en las mejores (año húmedo, tipo de comunidad eutrófica) y peores (año muy seco, tipo de comunidad oligotrófica) condiciones de nuestro estudio.

En síntesis se observa que el efecto del matorral sobre la cobertura de gramíneas tiende a ser positivo pero sólo es claramente significativo en las condiciones más extremas de las estudiadas.

COBERTURA DE GRAMINEAS

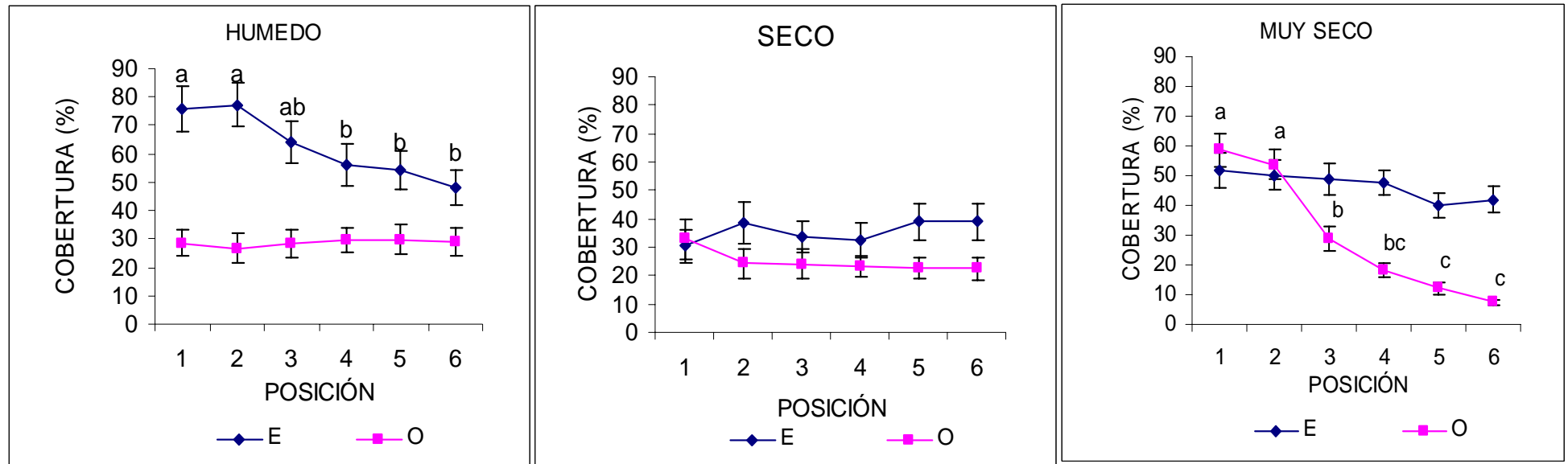


Figura. IV.4.2.2. Valores medios (n=20) y errores estándar de cobertura gramíneas obtenidos en las diferentes posiciones respecto al matorral en cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0,05$.

IV.4.3. Cobertura de Leguminosas.

En el área de estudio los valores medios de cobertura de leguminosas (%) obtenidos para las diferentes posiciones con respecto a *C. multiflorus* en cada año y tipo de comunidad oscilan en un amplio rango comprendido entre $1,2 \pm 0,6$ (año húmedo, comunidad oligotrófica, posición 1: bajo el matorral) y $88,3 \pm 8,3$ (año seco, comunidad eutrófica, posición 6: fuera de la influencia del matorral). En el año muy seco donde los valores medios de cobertura en general fueron muy bajos, el valor medio más alto ($16,9 \pm 2,5$) se obtuvo también en el tipo de comunidad eutrófica, fuera de la influencia del matorral (posición 6).

Para analizar el efecto de la leñosa sobre la cobertura de leguminosas se consideraron los factores tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral, en un mismo análisis con el fin de ver si existe efecto sobre la cobertura de esta familia y si la tendencia varía con el año y el tipo de comunidad (interacción entre factores). Se ha requerido de la transformación (arcoseno) de los datos para lograr la homocedasticidad entre los grupos y poder realizar el análisis conjunto. Los resultados del Anova de tres vías señalan que hay diferencias altamente significativas en los tres factores y en la interacción triple (Tabla IV.4.3.1).

Tabla IV.4.3.1. Resultados del análisis de la varianza de tres vías (tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura de leguminosas tras la transformación arcoseno de los datos.

LEGUMINOSAS				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	392,80	266,07**	<0,001
Año (2)	2	303,16	205,35**	<0,001
Posición (3)	5	44,45	30,11**	1,318E-27
1x2	2	0,52	0,35	0,702
1x3	5	0,65	0,44	0,822
2x3	10	4,72	3,20**	0,0005
1x2x3	10	4,00	2,71**	0,003

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

De estos resultados se infiere que: 1) la cobertura de leguminosas en los dos tipos de comunidades es diferente pero la tendencia no es igual en todos los años ni en todas

las posiciones; 2) hay diferencias significativas en la cobertura de esta familia entre los tres años pero la tendencia no es igual en los dos tipos de comunidades ni para las diferentes posiciones; y 3) hay un efecto significativo del matorral sobre la cobertura de leguminosas de acuerdo con la posición, pero no se mantiene la misma tendencia los tres años de muestreo ni en los dos tipos de comunidades.

De acuerdo con los resultados obtenidos pasamos a realizar las comparaciones que más nos interesan:

- a) caracterizar la cobertura de leguminosas en las comunidades “sin matorral”, teniendo en cuenta la posición más alejada del matorral, posición 6, en los distintos años; y
- b) posteriormente, se analiza el efecto del matorral (variable posición) sobre la cobertura de leguminosas en cada tipo de comunidad y año.

a) Comunidad de herbáceas “sin matorral” (posición 6).

En el análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año) (Tabla IV.4.3.2) realizado con los datos transformados arcoseno, se obtiene significación para los factores tipo de comunidad y año pero no para su interacción.

Tabla IV.4.3.2 Resultados de los análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año), obtenidos para la cobertura de leguminosas en la posición 6, tras la transformación arcoseno de los datos.

COBERTURA LEGUMINOSAS				
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	5630	40,37**	4,449E-07
Año (2)	2	71,45	51,23**	1,337E-16
1x2	2	0,37	0,26	0,765

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Por lo tanto, se obtiene que la cobertura de leguminosas en la posición 6 es diferente en los dos tipos de comunidades, mayor en la eutrófica que en la oligotrófica, y este resultado no depende del año de muestreo; los valores medios obtenidos para los tres años son $40,0 \pm 5,4$ y $16,5 \pm 2,8$, respectivamente. Por otro lado, se obtiene que la cobertura de leguminosas en esta posición es significativamente diferente según el año

de muestreo y este resultado no depende del tipo de comunidad. En los contrastes “*a posteriori*” (Figura IV.4.3.1.) se detecta que las diferencias son significativas entre los tres años, obteniéndose mayor cobertura en el año seco, seguida del húmedo y la más baja en el año muy seco.

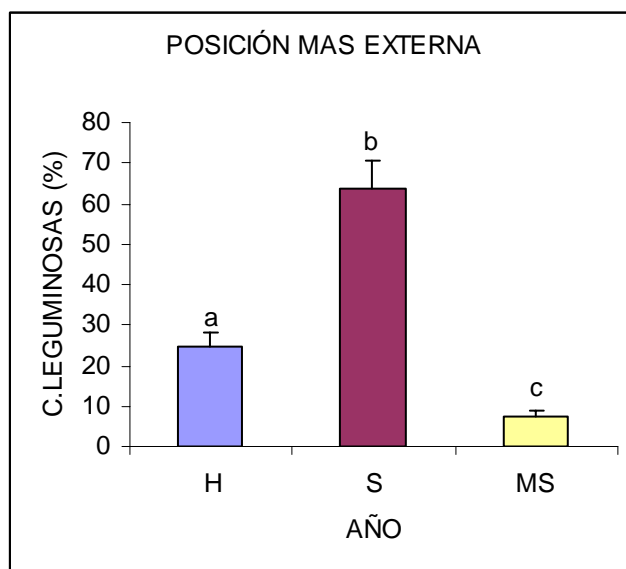


Figura IV.4.3.1. Valores medios ($n=40$) y errores estándar de cobertura de leguminosas, obtenidos para cada año. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

En la figura IV.4.3.2 incluimos también los valores obtenidos para cada tipo de comunidad y año. En ella se aprecia que la relación entre los tres años se mantiene igual en los dos tipos de comunidades. Además se puede observar que el valor medio obtenido en los años húmedo eutrófica y seco oligotrófica son muy similares entre si y que el valor medio del año muy seco eutrófica es similar al del año húmedo oligotrófica. El valor medio más bajo se obtiene en el año muy seco y tipo de comunidad oligotrófica y la diferencia es significativa con todas las demás medias.

Estos resultados ponen de manifiesto que la cobertura de esta familia se ve favorecida cuando las condiciones no son extremas: año seco y tipo de comunidad eutrófica.

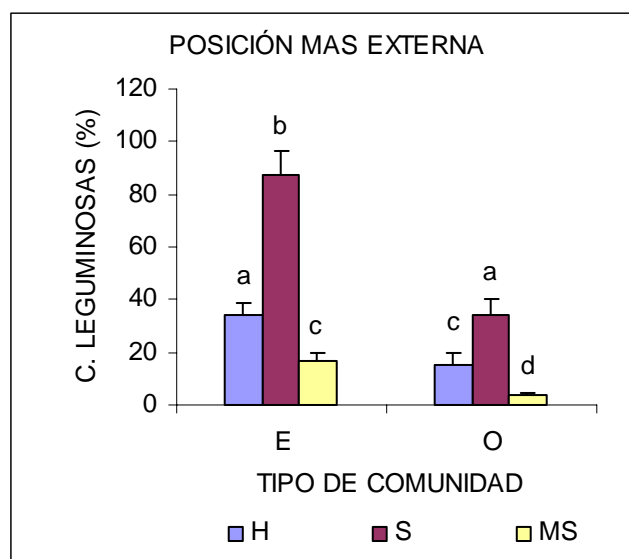


Figura IV.4.3.2. Valores medios (n=20) y errores estándar de cobertura de leguminosas obtenidos en la posición 6, para cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año (H: húmedo; S: seco; MS: muy seco). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0,05$.

b) Efecto del matorral sobre las comunidades herbáceas (Variable posición).

Ahora se analizará el efecto del matorral dentro de cada tipo de comunidad y año. Los resultados de los Anovas de una vía (posición), se muestran en la tabla IV.4.3.3 y en la figura IV.4.3.3 se representan los valores medios \pm errores estándar y los análisis “*a posteriori*”. Para realizar este análisis se efectuó la transformación arcoseno de los datos en todos los grupos para lograr la homocedasticidad dentro de cada análisis, excepto en el año seco eutrófica.

Tabla IV.4.3.3. Resultados del análisis de la varianza de una vía (posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura de leguminosas, en cada año y tipo de comunidad. Transformación arcoseno de los datos excepto en el año seco tipo de comunidad eutrófica.

	COBERTURA LEGUMINOSAS						
	EUTROFICO				OLIGOTROFICO		
	df	MC	F	p	MC	F	p
AÑO HUMEDO	5	9,92	5,70**	9,785E-5	12,84	28,59	3,657E-07
AÑO SECO	5	8409,46	6,53**	0,0001	21,90	22,27**	1,822E-14
AÑO MUY SECO	5	6,78	8,08**	0,0007	0,76	0,96	0,470

** $p < 0,01$ altamente significativo; * $p < 0,05$ significativo; * $p < 0,1$ probablemente significativo

En los Anovas (Tabla IV.4.3.3) se detectan diferencias altamente significativas en todos los casos excepto en el año muy seco tipo de comunidad oligotrófica. En todos los casos significativos el valor medio obtenido en alguna posición bajo la cubierta del matorral es menor al registrado fuera. Ahora bien, la intensidad de este efecto negativo parece ser diferente según los tipos de comunidades y años. Dentro del tipo de comunidad eutrófica en el año húmedo se aprecia el efecto negativo en la posición 1 frente a las posiciones 4, 5 y 6, pero en el año seco es más acentuado puesto que las diferencias se detectan entre la posición 1 y todas las demás (posiciones 2, 3, 4, 5, 6) (Figura IV.4.3.3); en el año seco y tipo de comunidad oligotrófica es donde se registran en general los valores medios de cobertura más altos (excepto para la posición 1). En el año muy seco, sin embargo, las diferencias no se acentúan aunque también existen diferencias estadísticamente significativas con la distancia, posición 1 difiere con 4, 5 y 6 pero no con los dos anteriores.

Dentro del tipo de comunidad oligotrófica en el año húmedo se detectan valores más bajos en las dos posiciones bajo cubierta (posiciones 1 y 2) respecto a las posiciones 4, 5 y 6. El efecto negativo se ve más acentuado en el año seco ya que las posiciones 1 y 2 difieren significativamente entre sí y con todas las demás. En el año muy seco, sin embargo, la presencia de esta familia no se ve afectada significativamente por la presencia del matorral y su cobertura, además de ser la más baja en este estudio, apenas cambia con la distancia.

En general, se aprecia que la familia de las leguminosas se establece mejor fuera de la influencia del matorral y que el efecto negativo ejercido por la leñosa en los dos tipos de comunidades se va acentuando según se incrementa el estrés hídrico, comparando los años húmedo y seco. Sin embargo, esta tendencia cambia en el año muy seco, donde se ve un efecto negativo del matorral en el tipo de comunidad eutrófica, pero no más acentuado que en el año seco, y en el tipo de comunidad oligotrófica no se detectan diferencias significativas. Los resultados de estos apartados llevan a concluir que las leguminosas se desarrollan mejor en el tipo de comunidad eutrófica, en el año seco, y fuera de la influencia del matorral.

COBERTURA DE LEGUMINOSAS

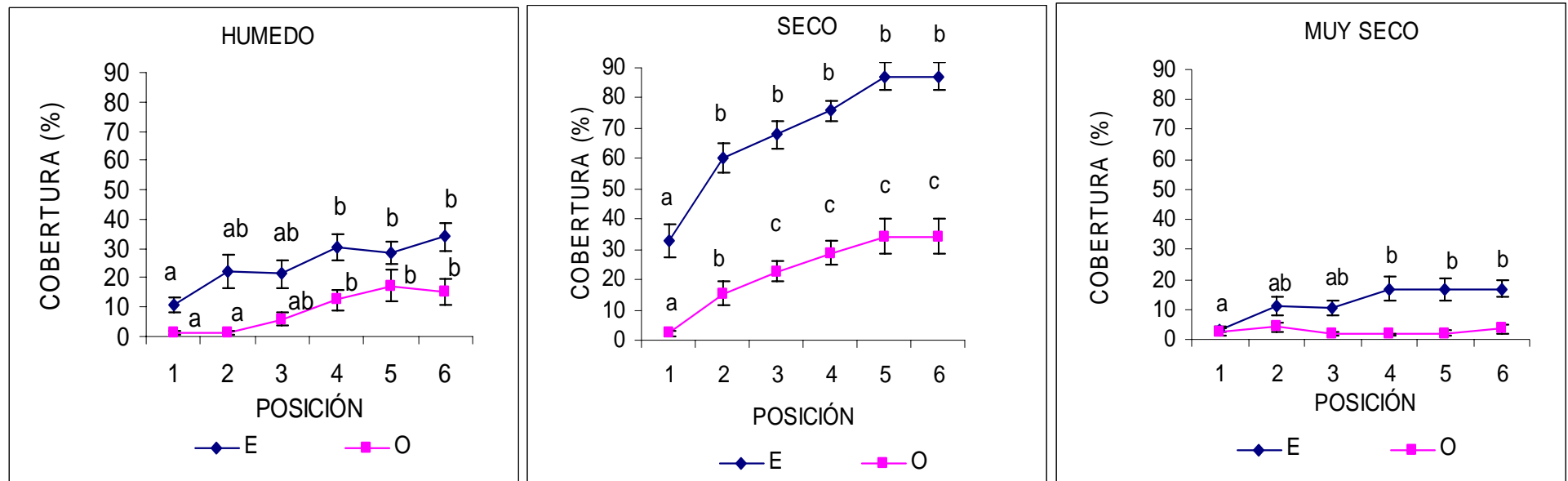


Figura IV.4.3.3. Valores medios (n=20) y errores estándar de cobertura leguminosas obtenidos en las diferentes posiciones respecto al matorral en cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0,05$.

IV.4.4. Cobertura de Compuestas

Los valores medios de cobertura de compuestas (%) obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la leñosa en cada año de muestreo y tipo de comunidad, se encuentran entre $48,8 \pm 4,5$ (en el año húmedo y tipo de comunidad eutrófica, posición 6, es decir fuera de la influencia del matorral) y $5,7 \pm 2,3$ (en el año muy seco y tipo de comunidad oligotrófica, en la misma posición).

Para analizar el efecto del matorral sobre la cobertura de compuestas, se realizó un Anova de tres vías: tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral, con el objeto de ver si existe efecto sobre la cobertura de compuestas y si la tendencia se mantiene o cambia de acuerdo con el año y el tipo de comunidad (interacción entre factores). Ha sido necesario realizar la transformación (arcoseno) de los datos, para conseguir homocedasticidad entre los grupos y poder llevar a cabo el análisis conjunto.

La tabla IV.4.4.1 resume los resultados del Anova de tres vías, donde se aprecia que los tres factores y la interacción entre tipo de comunidad y año son significativos, así como la interacción triple probablemente significativa, por lo que se analizará también esa interacción.

Tabla IV.4.4.1. Resultados del análisis de la varianza de tres vías (tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura de compuestas tras la transformación arcoseno de los datos.

COMPUESTAS				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	12,62	8,72**	0,003
Año (2)	2	63,71	44,03**	1,031E-18
Posición (3)	5	4,11	2,84*	0,015
1x2	2	41,96	29**	8,191E-13
1x3	5	1,54	1,06	0,380
2x3	10	1,99	1,38	0,186
1x2x3	10	2,44	1,69*	0,080

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Los resultados evidencian que: 1) los dos tipos de comunidades presentan una cobertura de compuestas diferente pero esta diferencia no es igual en todos los años; 2) la cobertura de compuestas difiere significativamente entre los tres años pero no de la misma forma en los dos tipos de comunidades; y 3) el matorral ejerce un efecto significativo sobre la cobertura de compuestas según la posición, pero depende del tipo de comunidad y del año

De acuerdo con los resultados obtenidos pasamos a realizar únicamente las comparaciones que más nos interesan:

- a) en primer lugar, se caracteriza la cobertura de compuestas en las comunidades “sin matorral” tomando como referencia la posición más alejada a la leñosa (posición 6) en los distintos años, y
- b) en segundo lugar, se analiza el efecto del matorral (variable posición) sobre la cobertura de compuestas en cada tipo de comunidad y año.

a) Comunidad de herbáceas “sin matorral” (posición 6).

La tabla IV.4.4.2 resume los resultados del Anova de dos vías (tipo de comunidad y año) de los datos transformados arcoseno, donde el factor año y la interacción de los factores son significativos. Estos resultados indican que por un lado, la cobertura de compuestas no es diferente en los dos tipos de comunidades, pero este resultado depende del año de muestreo, y debe analizarse la interacción. Por otro lado indican que, la cobertura de compuestas en esta posición difiere significativamente entre los tres años pero la tendencia no es igual en los dos tipos de comunidades.

Tabla IV.4.4.2. Resultados de los análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año), obtenidos para la cobertura de compuestas en la posición 6, tras la transformación arcoseno de los datos.

COBERTURA COMPUESTAS				
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	1,16	0,76	0,384
Año (2)	2	28,67	18,74**	9,905E-08
1x2	2	9,42	6,15**	0,003

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Como se ve en la figura IV.4.4.1, donde se representan los valores medios y los contrastes “*a posteriori*”, en el tipo de comunidad eutrófica, el año húmedo presenta el valor medio más alto diferenciándose estadísticamente de los años seco y muy seco; entre estas dos últimas, el valor es más alto en el seco que en el muy seco pero la diferencia no es significativa. Por otra parte en el tipo de comunidad oligotrófica los años húmedo y seco presentan una mayor cobertura de compuestas que el año muy seco; entre los dos primeros, el valor medio es mayor en el año húmedo que en el seco pero la diferencia no es significativa. Si se comparan los dos tipos de comunidades en cada año de muestreo se aprecia que los valores medios de cobertura de compuestas son más altos en el tipo de comunidad eutrófica excepto en el año seco. Esta diferencia sólo es estadísticamente significativa en el año húmedo. Por otra parte los valores medios extremos de cobertura de esta familia en la posición 6 se dan en el año húmedo comunidad eutrófica y año muy seco comunidad oligotrófica. Estos resultados ponen de manifiesto que la cobertura de esta familia se ve favorecida en las mejores condiciones ambientales de este estudio: año húmedo y comunidad eutrófica.

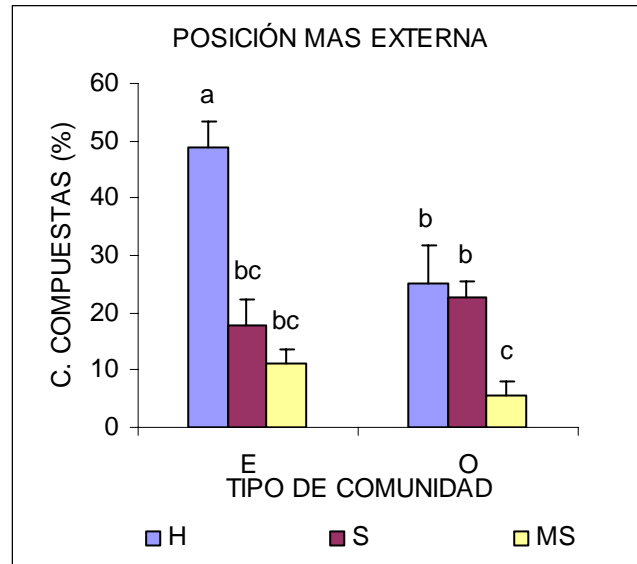


Figura IV.4.4.1. Valores medios (n=20) y errores estándar de cobertura de compuestas obtenidos en la posición 6, para cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año (H: húmedo; S: seco; MS: muy seco). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0,05$.

b) Efecto del matorral sobre las comunidades herbáceas (Variable posición).

A continuación se analiza el efecto del matorral (variable posición) dentro de cada tipo de comunidad y año de muestreo. La tabla IV.4.4.3 muestra los resultados obtenidos de los Anovas de una vía (posición), y la figura IV.4.4.2 representa los valores medios \pm errores estándar así como los contrastes “*a posteriori*”. Para la realización de los análisis en el año muy seco tipo de comunidad oligotrófica fue necesaria la transformación arcoseno la datos para lograr la homocedasticidad entre los grupos.

Tabla IV.4.4.3. Resultados del análisis de la varianza de una vía (posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura de compuestas, en cada año y tipo de comunidad. Transformación arcoseno de los datos en el año muy seco tipo de comunidad oligotrófica.

	COBERTURA COMPUESTAS						
	EUTROFICO				OLIGOTROFICO		
	df	MC	F	p	MC	F	p
AÑO HUMEDO	5	1039,42	3,00**	0,045	258,15	1,13	0,388
AÑO SECO	5	268,20	0,65	0,625	107,14	0,47	0,796
AÑO MUY SECO	5	356,61	2,77*	0,057	2,71	5,36**	0,005

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Al analizar el efecto que ejerce el matorral sobre esta familia en el tipo de comunidad oligotrófica, únicamente se detectan diferencias significativas en el año muy seco (Tabla. IV.4.4.3), donde se aprecia mayor cobertura en la posición 2 que en las posiciones 5 y 6 (Figura IV.4.4.2). En este tipo de comunidad, en los años húmedo y seco no hay cambios significativos con la distancia.

En el tipo de comunidad eutrófica, en el húmedo hay diferencias significativas entre la posición 1 (menor valor) y la 5 y 6; en general en este año los valores son más altos que en otros años. En el año seco no se detectan diferencias significativas. En el año muy seco, se detecta un efecto positivo en las posiciones 4 y 5 respecto a la 6 (Figura IV.4.4.2).

En general, la cobertura de esta familia no presenta un patrón claro relacionado con el estrés hídrico, pero en los casos más extremos parece haber un cambio en el balance de las interacciones: de competencia en las mejores condiciones hídricas (año húmedo, tipo de comunidad eutrófica) y facilitación en las peores condiciones hídricas (año muy seco, comunidad oligotrófica).

COBERTURA DE COMPUESTAS

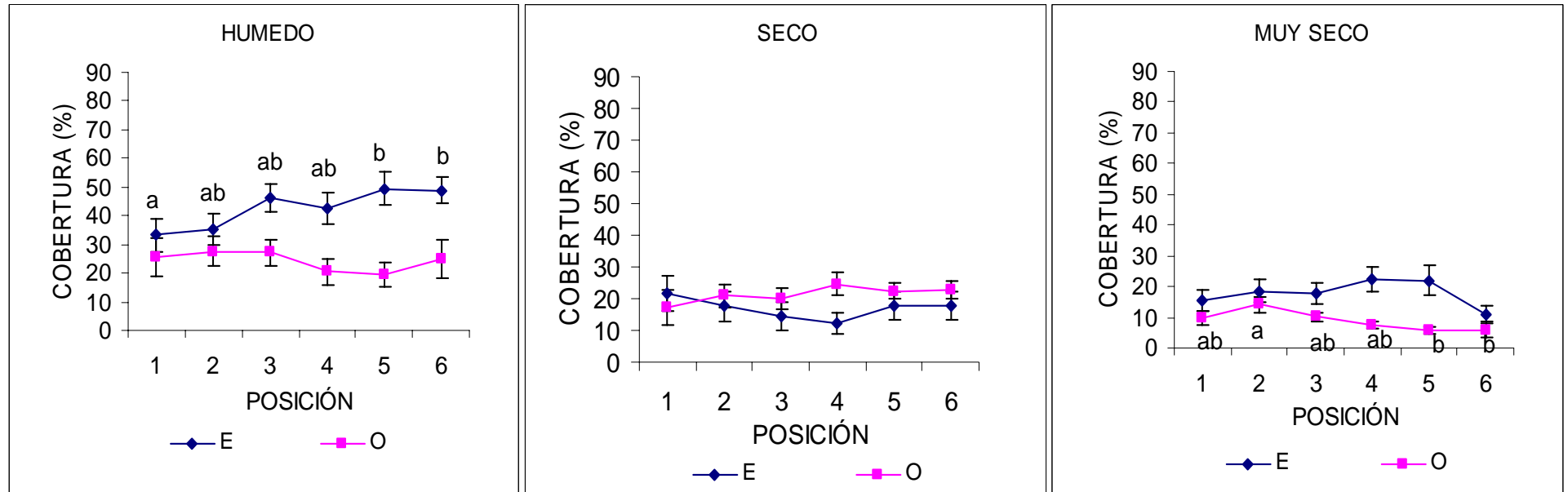


Figura. IV.4.4.2. Valores medios (n=20) y errores estándar de cobertura compuestas obtenidos en las diferentes posiciones respecto al matorral en cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0,05$.

IV.4.5. Cobertura del grupo “otras familias”.

Los valores medios de cobertura (%) del grupo “otras familias” obtenidos para las diferentes posiciones respecto al matorral en los tres años de muestreo y en los dos tipos de comunidades están comprendidos entre $3,0 \pm 0,6$ (año seco, comunidad oligotrófica, posición 1: bajo el matorral), y $45,0 \pm 6,5$ (año húmedo, comunidad oligotrófica, posición 3: en el borde del matorral). En el año muy seco el valor medio más alto ($24,7 \pm 3,3$) se obtuvo también cerca del borde del matorral (posición 4) en el tipo de comunidad oligotrófica.

Con el fin de ver el efecto del matorral sobre la cobertura de “otras familias” se realizó un Anova donde se tuvieron en cuenta los factores: tipo de comunidad, año y posición al matorral, para así poder ver si existe efecto sobre la cobertura de este grupo de familias y si la tendencia varía con el año y el tipo de comunidad (interacción de factores). Para lograr hacer tal análisis fue necesario realizar la transformación arcoseno de los datos y así lograr la homocedasticidad entre los grupos.

En la tabla IV.4.5.1 se muestran los resultados del análisis de la varianza de tres vías donde los tres factores y las interacciones comunidad x año y comunidad x posición son significativas.

Tabla IV.4.5.1. Resultados del análisis de la varianza de tres vías (tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura del grupo “otras familias” tras la transformación arcoseno de los datos.

COBERTURA “OTRAS FAMILIAS”				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	3563,21	9,86**	0,002
Año (2)	2	14871,43	41,16**	1,431E-17
Posición (3)	5	1005,49	2,78*	0,017
1x2	2	16775,90	46,43**	1,364E-19
1x3	5	1236,43	3,42**	0,005
2x3	10	323,98	0,90	0,536
1x2x3	10	163,54	0,45	0,920

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Estos resultados indican que: 1) los dos tipos de comunidades presentan una cobertura del grupo “otras familias” diferente pero esta diferencia no es igual en todos los años de muestreo ni en las diferentes posiciones; 2) la cobertura del grupo “otras familias” difiere significativamente entre los tres años pero no de la misma forma en los dos tipos de comunidades; y 3) el matorral ejerce un efecto significativo sobre la cobertura del grupo “otras familias” según la posición pero no es igual en los dos tipos de comunidades.

Aunque no hemos obtenido interacción triple, hay dos dobles y, como para las otras variables estudiadas, pasaremos a realizar las comparaciones que más nos interesan:

- a) caracterizar la cobertura del grupo “otras familias” en las comunidades “sin matorral”, teniendo en cuenta la posición más alejada al matorral, es decir en la posición 6, en los distintos años y
- b) posteriormente, se analiza el efecto del matorral (variable posición) sobre la cobertura de “otras familias” en cada tipo de comunidad y año.

a) Comunidad de herbáceas “sin matorral” (posición 6).

La tabla IV.4.5.2 resume los resultados del análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año), previa transformación arcoseno de los datos, la cual muestra que la interacción es significativa, y la variable año está cerca de ser significativa. Esto indica, por un lado, que los dos tipos de comunidades presentan una cobertura de “otras familias” diferente en la posición 6, pero esta diferencia no es igual en los tres años de muestreo. Por otro lado, indica que la cobertura de este grupo probablemente sea diferente en los tres años de muestreo, pero la tendencia no es igual en los dos tipos de comunidades.

Tabla IV.4.5.2. Resultados de los análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año), obtenidos para la cobertura del grupo “otras familias” en la posición 6, tras la transformación arcoseno de los datos.

COBERTURA “OTRAS FAMILIAS”				
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	7,21	5,93*	0,016
Año (2)	2	3,25	2,67*	0,073
1x2	2	6,37	5,24**	0,007

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Como se aprecia en la figura IV.4.5.1, donde se representan los valores medios y los contrastes “*a posteriori*”, en el tipo de comunidad eutrófica los tres años presentan coberturas de “otras familias” de acuerdo con una gradiente de estrés hídrico pero sin diferencias estadísticamente significativas entre ellos. En el tipo de comunidad oligotrófica el año húmedo al presentar un mayor valor medio se diferencia significativamente de los otros dos años. Al comparar los dos tipos de comunidades en cada año de muestreo, se observa que los valores medios de cobertura del grupo “otras familias” en los años húmedo y muy seco son más altos en el tipo de comunidad oligotrófica que en el eutrófica aunque sin llegar a ser estadísticamente significativo. Por otra parte los resultados ponen de manifiesto que la cobertura de “otras familias” se ve favorecida en el año húmedo tipo de comunidad oligotrófica.

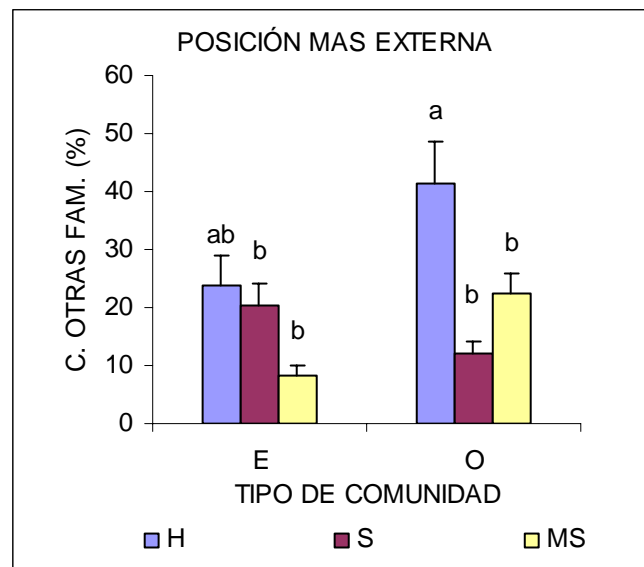


Figura IV.4.5.1. Valores medios (n=20) y errores estándar de cobertura del grupo “otras familias” obtenidos en la posición 6, para cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año (H: húmedo; S: seco; MS: muy seco). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0,05$.

b) Efecto del matorral sobre las comunidades herbáceas (Variable posición).

De acuerdo con los resultados obtenidos en el Anova anterior, ahora se pasará a analizar la interacción doble: tipo de comunidad y distancia (posición) sin considerar el año. En la tabla IV.4.5.3 se incluyen los resultados del Anova de dos vías y en la figura IV.4.5.2 se representan los valores medios \pm error estándar así como los contrastes “*a*

posteriori”. Para realizar el Anova fue necesaria la transformación arcoseno de los datos para lograr la homocedasticidad entre grupos.

Tabla IV.4.5.3. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y posición respecto al matorral) obtenidos para la cobertura del grupo “otras familias”, tras la transformación arcoseno de los datos.

COBERTURA “OTRAS FAMILIAS”				
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	24,57	16,98**	4,236E-05
Posición (2)	5	4,56	3,15**	0,008
1x2	5	6,34	4,38**	0,0006

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

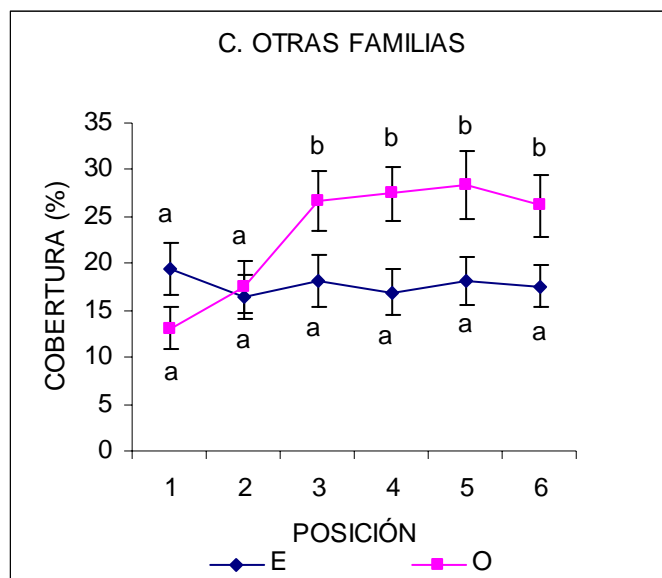


Figura IV.4.5.2. Valores medios (n=60) y errores estándar de cobertura del grupo “otras familias” obtenidos en las diferentes posiciones respecto al matorral en cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas p<0,05.

Los resultados evidencian que se presentan diferencias altamente significativas en los dos factores estudiados y en la interacción entre ellos (Tabla IV.4.5.3) esto indica que: los dos tipos de comunidades presentan una cobertura de “otras familias” diferente pero esta diferencia no es igual en todas las posiciones 2: el matorral ejerce un efecto significativo sobre la cobertura de “otras familias” pero no de la misma forma en los dos tipos de

comunidades. Es así como se aprecia que en el tipo de comunidad oligotrófica las 2 posiciones bajo la cubierta del matorral, con menores coberturas, difieren de las obtenidas en las otras posiciones.

En el tipo de comunidad eutrófica no se detectan diferencias significativas y sólo se aprecia un leve efecto positivo en la posición 1 bajo la cubierta del matorral. Este grupo de familias presenta una mayor cobertura en el tipo de comunidad oligotrófica que en el otro excepto en las posiciones bajo la influencia del matorral donde el comportamiento es inverso. Este grupo se desarrolla mejor en el tipo de comunidad oligotrófica y fuera de la influencia del matorral.

Siguiendo el esquema desarrollado para la cobertura de gramíneas, leguminosas y compuestas también se analizará el efecto del matorral (según la posición) dentro de cada tipo de comunidad y año de muestreo. Los resultados de los Anovas de una vía (posición), se incluyen en la tabla IV.4.5.4 y los valores medios \pm error estándar así como los contrastes “*a posteriori*” se representan en la figura IV.4.5.3. Para realizar este análisis se efectuó la transformación arcoseno de los datos en el año muy seco eutrófica para lograr la homocedasticidad entre los grupos.

Tabla IV.4.5.4. Resultados del análisis de la varianza de una vía (posición respecto al matorral), obtenidos para la cobertura del grupo “otras familias”, en cada año y tipo de comunidad. Transformación arcoseno de los datos en el año muy seco tipo de comunidad eutrófica.

	COBERTURA “OTRAS FAMILIAS”						
	EUTROFICO				OLIGOTROFICO		
	df	MC	F	p	MC	F	p
AÑO HUMEDO	5	107,47	0,28	0,914	1493,17	2,59*	0,069
AÑO SECO	5	492,26	0,83*	0,041	197,78	5,08**	0,006
AÑO MUY SECO	5	0,36	0,53	0,748	878,09	11,72**	9,510E-05

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Como se aprecia en la Tabla IV.4.5.4, se detectan diferencias altamente significativas en los años seco y muy seco del tipo de comunidad oligotrófica y probablemente significativas en el año húmedo. En el año húmedo se observa una menor cobertura de esta familia bajo la cubierta del matorral la cual aumenta con la distancia. En el año seco esta

tendencia se acentúa y se detectan diferencias significativas entre la posición uno con el resto de posiciones. En el año muy seco es aún más acentuada esta situación ya que las diferencias se aprecian entre las posiciones 1 y 2 con las posiciones restantes. Por tanto el efecto negativo en el tipo de comunidad oligotrófica, se acentúa con el estrés hídrico. Además se aprecia que en los años húmedo y muy seco, presentan una mayor cobertura en este tipo de comunidad que en el tipo de comunidad eutrófica, resultados que no se habían visto en las familias anteriores.

En el tipo de comunidad eutrófica, se detectan diferencias significativas en el año seco, donde se presentarse una mayor cobertura de “otras familias” debajo de la cubierta del matorral en la posición 1 de forma tal que se diferencia con las posiciones 5 y 6 (Figura IV.4.5.3). En los otros dos años la cobertura de este grupo ni manifiesta cambios con la distancia.

A diferencia de los otros grupos, éste grupo de familias presenta mayores coberturas en comunidades pobres, fuera de la influencia del matorral y en especial en el año húmedo.

COBERTURA DE OTRAS FAMILIAS

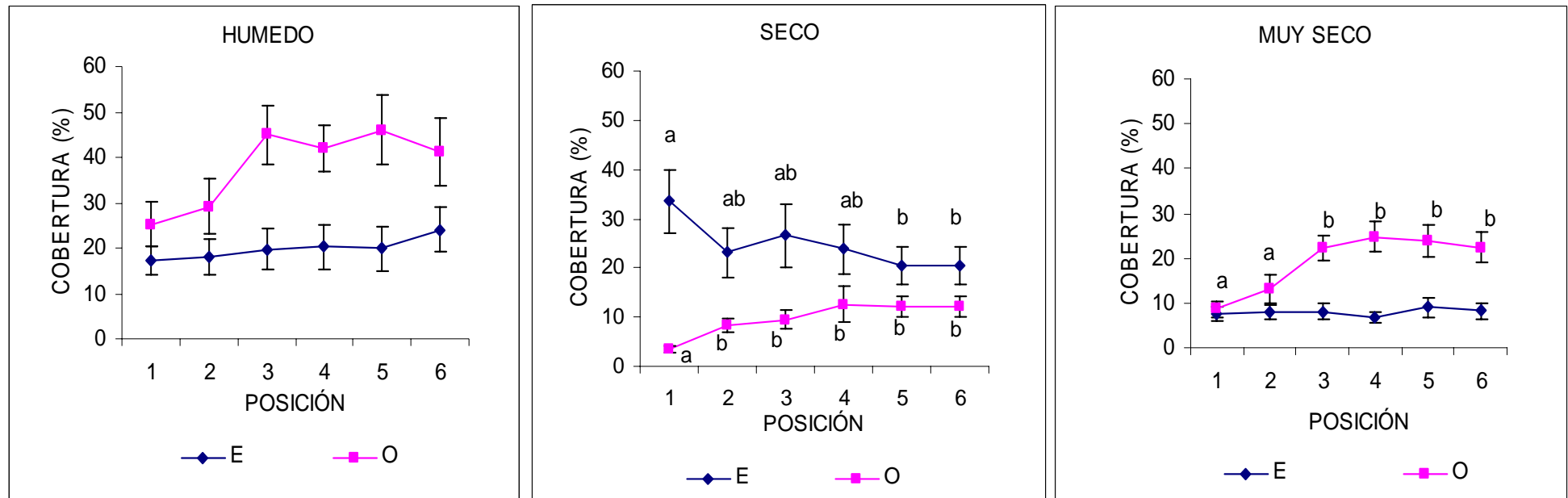


Figura. IV.4.5.3. Valores medios (n=20) y errores estándar de cobertura del grupo “otras familias” obtenidos en las diferentes posiciones respecto al matorral en cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; diferentes letras indican diferencias significativas $P < 0,05$.

IV.5. BIOMASA DE LAS PRINCIPALES FAMILIAS

En el tercer año de muestreo, el año muy seco, además de la biomasa total, se analizó la biomasa separándola en las principales familias, es decir: gramíneas, leguminosas, compuestas y “otras familias”. Para un mejor análisis de los resultados se procederá primero a determinar el efecto del matorral sobre la biomasa de cada familia en las dos comunidades, para luego valorar la importancia de la biomasa de las familias en cada posición y comunidad.

a) Biomasa de gramíneas

Los valores medios de biomasa aérea de gramíneas obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la planta de matorral, en cada tipo de comunidad, quedan comprendidas entre $3,81 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,34$ en el tipo de comunidad eutrófica, posición 3, y $0,25 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,03$ en el tipo de comunidad oligotrófica, posición 6. Para analizar el efecto del matorral se consideraron dos factores a la vez: posición respecto al matorral y tipo de comunidad, y así ver si existe efecto sobre la biomasa de gramíneas y si ese efecto cambia según el tipo de comunidad (interacción entre factores). El Anova requirió realizar la transformación $\log(x+1)$ de los datos, para conseguir homocedasticidad entre los grupos.

En el análisis de la varianza (Tabla IV.5.1), se detectan diferencias significativas para los dos factores y además la interacción entre ellos también es significativa. Esto indica que: 1) hay efecto significativo del matorral sobre la biomasa de gramíneas pero ese efecto no es igual en los dos tipos de comunidades; y 2) hay diferencias en biomasa de gramíneas entre los dos tipos de comunidades pero esta diferencia no es igual en todas las posiciones.

Los resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey (Figura IV.5.1) ponen de manifiesto que en el tipo de comunidad oligotrófica la biomasa de gramíneas es significativamente mayor en la posición 1 que en las posiciones 3 a 6. El valor medio obtenido en la posición 2 es mayor también que el de las posiciones 3 a 6, pero la diferencia no es estadísticamente significativa. En el tipo de comunidad eutrófica no se detectan diferencias significativas con la posición, pero sí de este tipo de comunidad con la oligotrófica, en cualquier posición.

Tabla IV.5.1. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición y tipo de comunidad), obtenidos para la biomasa aérea de gramíneas tras la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

BIOMASA GRAMÍNEAS				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,13	15,74**	1,669E-05
Comunidad (2)	1	22,47	2643,65**	2,776E-18
1x2	5	0,06	7,27**	0,001

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

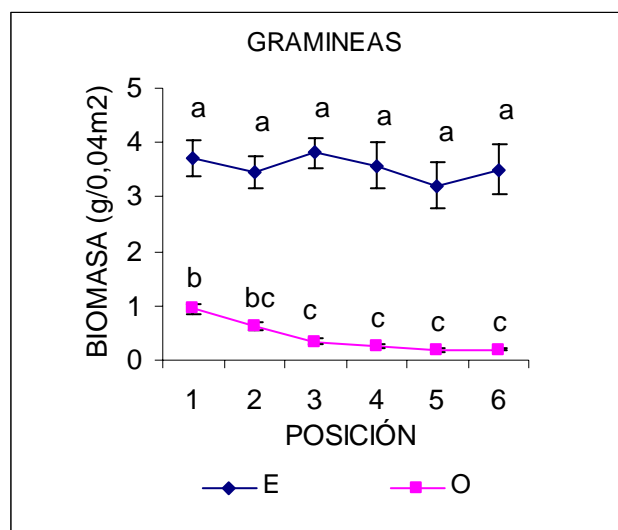


Figura. IV.5.1. Valores medios (n=20) y errores estándar de biomasa aérea de gramíneas, obtenidos en función de la posición respecto al matorral y el tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas p<0,05.

En resumen, la biomasa de gramíneas es mayor en las mejores condiciones de humedad: tipo de comunidad eutrófica y en las posiciones 1 y, tal vez, 2 (bajo el matorral) en el tipo de comunidad oligotrófica.

b) Biomasa de leguminosas.

Los valores medios de biomasa de leguminosas obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la leñosa y los dos tipos de comunidades, oscilan entre $0,3 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,09$ correspondiente al tipo de comunidad eutrófica, posición 4, y $0,02 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,008$ perteneciente al tipo de comunidad oligotrófica, posición 3. Con el objeto de ver si existe efecto sobre la biomasa de leguminosas y si ese efecto cambia según el tipo de comunidad (interacción entre factores), se realizó un análisis de la varianza de dos vías. Para conseguir homocedasticidad entre los grupos ha sido necesaria la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

En el análisis de la varianza de dos vías (Tabla IV.5.2), se detectan diferencias altamente significativas a nivel del tipo de comunidades pero no en la posición. No obstante, la interacción tiene un valor de 0,08, que puede ser considerado probablemente significativo y se va a analizar. Los resultados evidencian que los dos tipos de comunidades presentan una biomasa de leguminosas diferente pero esta diferencia no es igual en las 6 posiciones.

Tabla IV.5.2. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición y tipo de comunidad), obtenidos para la biomasa aérea de leguminosas tras la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

BIOMASA LEGUMINOSAS				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,008	1,65	0,147
Comunidad (2)	1	0,13	26,25**	6,373E-07
1x2	5	0,01	2,00*	0,079

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Los resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey (Figura IV.5.2) indican que en la comunidad eutrófica la biomasa de esta familia es significativamente menor en la posición 1, que en las posiciones 4, 5 y 6, por tanto se aprecia un efecto negativo del matorral. Sin embargo, en el tipo de comunidad oligotrófica no se detectan cambios significativos con la posición. Entre comunidades, cabe destacar que bajo la cubierta del matorral, ambos tipos tienen una biomasa similar pero en las otras posiciones, se aprecia una mayor biomasa de leguminosas en la comunidad eutrófica, pero sólo es significativa la diferencia en las posiciones 4 y 5.

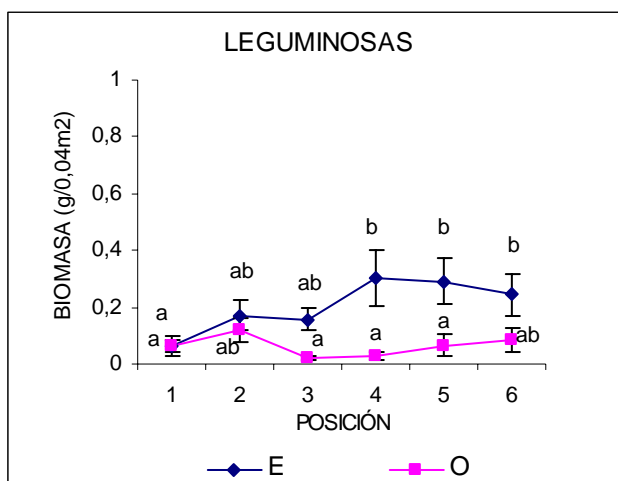


Figura. IV.5.2. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de biomasa aérea de leguminosas, obtenidos en función de la posición respecto al matorral y el tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0,05$.

En resumen, la biomasa de leguminosas se desarrolla mejor en el tipo de comunidad eutrófica y, en esa comunidad, fuera de la influencia del matorral. Por tanto, *Cytisus* parece tener un efecto negativo sobre esta familia en el tipo de comunidad eutrófica, pero no así en el tipo de comunidad oligotrófica, y desaparecen las diferencias entre tipos de comunidades bajo su cubierta.

c) Biomasa de compuestas

Los valores medios obtenidos para la biomasa aérea de compuestas en las diferentes posiciones respecto a la leñosa, en cada tipo de comunidad, oscilan entre $1,09 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,28$ en el tipo de comunidad eutrófica, posición 5, y $0,20 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,04$ en el tipo de comunidad oligotrófica, posición 5. Para analizar el efecto del matorral sobre la biomasa se consideraron dos factores a la vez: la posición respecto al matorral y el tipo de comunidad. Para conseguir homocedasticidad entre los grupos ha sido necesario realizar la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

En el análisis de la varianza (Tabla IV.5.3), se detectan diferencias significativas para el tipo de comunidad pero no así para el factor posición o en la interacción entre los dos factores. Por tanto, se obtiene que la biomasa de compuestas es significativamente mayor en la comunidad eutrófica ($0,80 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,22$) que en la oligotrófica ($0,27 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,05$) y no hay efecto significativo del matorral. No obstante, incluimos también los valores medios obtenidos para cada posición en cada tipo de comunidad (Figura IV.5.3.).

Tabla IV.5.3. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición y tipo de comunidad), obtenidos para la biomasa aérea de compuestas tras la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

BIOMASA COMPUESTAS				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,02	1,62	0,214
Comunidad (2)	1	0,69	29,95**	1,166E-07
1x2	5	0,02	1,71	0,192

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

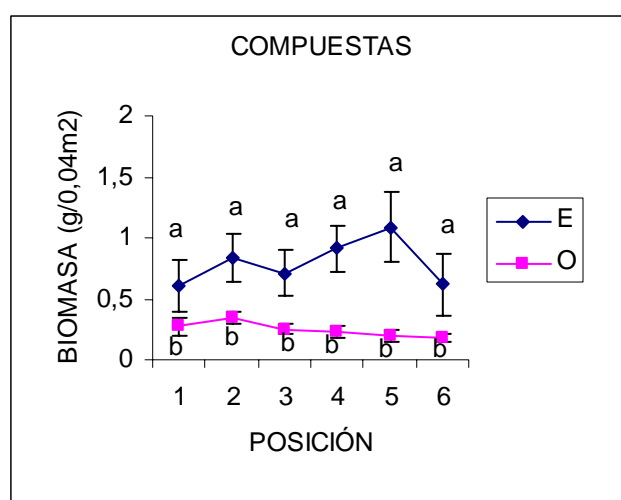


Figura. IV.5.3. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de biomasa aérea de compuestas, obtenidos en función de la posición respecto al matorral y el tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

d) Biomasa del grupo “otras familias”

Los valores medios de biomasa de “otras familias” obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la leñosa, en los dos tipos de comunidades, están comprendidos entre $0,71 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,10$ correspondiente al tipo de comunidad oligotrófica, posición 4, y $0,14 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,03$ perteneciente al tipo de comunidad eutrófica, posición 2. Con el objeto de ver si existe efecto sobre la biomasa de “otras familias” y si ese efecto cambia según el tipo de comunidad (interacción entre factores), se realizó un análisis de la varianza de dos vías. Para conseguir homocedasticidad entre los grupos se ha realizado la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

En el análisis de la varianza de dos vías (Tabla IV.5.4) se detectan diferencias significativas para los dos factores: posición y tipo de comunidad, y a su vez una interacción significativa entre los dos. Esto indica que: 1) hay efecto significativo del matorral sobre la biomasa de “otras familias”, pero ese efecto no es igual en los dos tipos de comunidades; 2) la biomasa de “otras familias” es diferente en los dos tipos de comunidades pero la tendencia no es igual en todas las posiciones.

Tabla IV.5.4. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición y tipo de comunidad), obtenidos para la biomasa aérea de “otras familias” tras la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

BIOMASA OTRAS FAMILIAS				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,06	5,43**	9,640E-05
Comunidad (2)	1	0,70	60,11**	2,960E-13
1x2	5	0,03	4,75*	0,008

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

En los contrastes “*a posteriori*” realizados con el test de Tukey se obtiene que en la comunidad oligotrófica la biomasa de “otras familias” es menor en las dos posiciones bajo la cubierta, pero sólo es significativa la diferencia entre la posición 1 y las posiciones 3 a la 6 (Figura IV.5.4); evidenciando un efecto negativo del matorral. En el tipo de comunidad eutrófica no se detectan cambios significativos con la posición y sólo se incrementa la biomasa en la posición 5, pero sin significación estadística. Entre comunidades, cabe destacar que bajo la cubierta del matorral, sobre todo en la posición 1, ambos tipos tienen una biomasa similar, pero en las posiciones 3, 4 y 6 se detecta una mayor biomasa en el tipo de comunidad oligotrófica, con diferencias estadísticamente significativas.

En general, en el tipo de comunidad oligotrófica, el grupo “otras familias” se ven claramente desfavorecidas en la posición 1 por la presencia del matorral, mientras que en tipo de comunidad eutrófica no hay un efecto claro. Cabe destacar que este grupo, al contrario de las familias anteriores, desarrolla una mayor biomasa en la comunidad oligotrófica que en la eutrófica, excepto en la posición 1 bajo la cubierta.

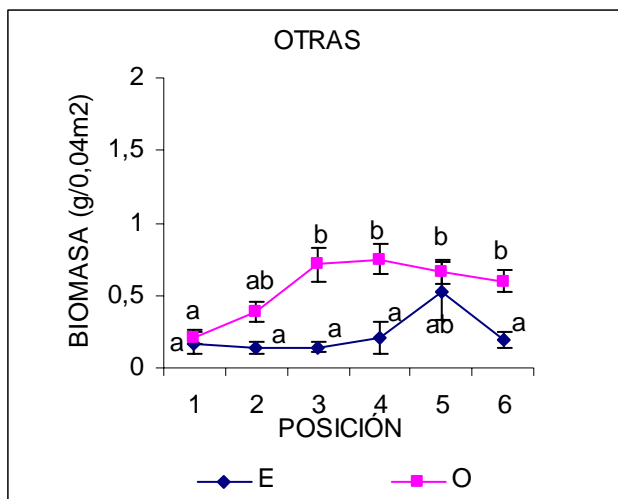


Figura. IV.5.4. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de biomasa aérea de Otras Familias, obtenidos en función de la posición respecto al matorral y el tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

IV.6. BIOMASA VERDE

En el tercer año de toma de datos, es decir en el año muy seco, se tuvo en cuenta el estado de la biomasa en el momento del muestreo y se separó la biomasa verde de la seca, con el objeto de ver si el matorral contribuye a mantener más tiempo verde de la biomasa aérea. Para ello, se ha analizado si hay diferencias en la cantidad de biomasa verde (valores absolutos) según la posición respecto al matorral, y también se analizan los valores relativos, es decir, el porcentaje de biomasa que permanece verde respecto a la biomasa total obtenida en cada unidad muestral.

Se han considerado como variables: la biomasa total y la biomasa de las principales familias (gramíneas, leguminosas, compuestas y “otras familias”). Para cada variable se ha realizado un Anova de dos vías: posición respecto al matorral y tipo de comunidad, seguido de los contrastes “*a posteriori*” realizados con el test de Tukey. Al trabajar con valores absolutos fue necesaria la transformación $\log(x + 1)$ de los datos para conseguir homocedasticidad entre grupos.

IV.6.1. Biomasa verde en valores absolutos

a) Biomasa verde Total

Los valores medios de biomasa verde total obtenidos en las diferentes posiciones respecto a la leñosa, quedan incluidos entre: $4,25 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,37$ en el tipo de comunidad eutrófica, posición 5, y $0,78 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,09$ en el tipo de comunidad oligotrófica, posición 1.

En el análisis de la varianza (Tabla IV.6.1.1), se detectan diferencias estadísticamente significativas para el factor “tipo de comunidad” y es probablemente significativo el factor “posición”. La interacción no resulta significativa. La biomasa verde total es significativamente mayor en el tipo de comunidad eutrófica ($3,80 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,36$) que en la oligotrófica ($0,86 \text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,09$). Los valores medios \pm errores estándar obtenidos para cada posición se incluyen en la figura IV.6.1.1, donde se observa que la biomasa verde total no presenta cambios notables con la posición y sólo se aprecia una leve disminución en la posición más externa.

Tabla IV.6.1.1. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la biomasa aérea verde total tras la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

	BIOMASA VERDE TOTAL			
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,02	2,44*	0,08
Comunidad (2)	1	9,46	1022,48**	3,238E-15
1x2	5	0,02	1,15	0,40

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

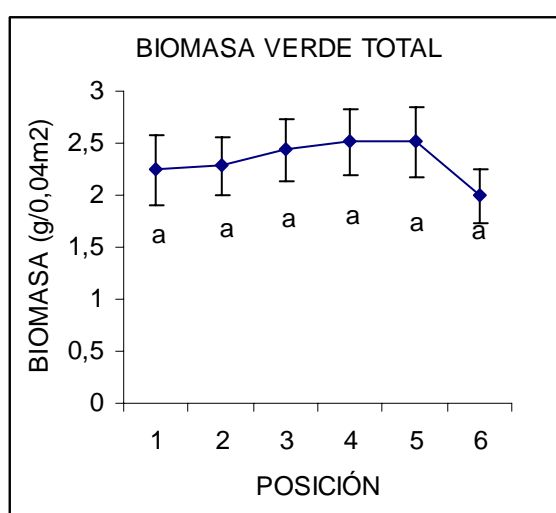


Figura IV.6.1.1. Valores medios (n=40) y errores estándar de biomasa verde total (peso seco), obtenidos para cada posición respecto al matorral. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas p<0,05.

Aunque no se ha obtenido interacción entre factores, el no haber detectado claras diferencias significativas en la posición nos ha llevado a comparar con más detalle lo que ocurre dentro de cada tipo de comunidad. Como se aprecia en la Figura IV.6.1.2., en el tipo de comunidad eutrófica se observa una ligera disminución (no significativa) en la biomasa verde de la posición 6 y en el tipo de comunidad oligotrófica no se aprecia ningún cambio destacable.

Por tanto, considerando la biomasa verde que hay en cada posición, en valores absolutos, no detectamos que bajo el matorral aumente claramente la cantidad de biomasa verde total, en ninguno de los dos tipos de comunidad.

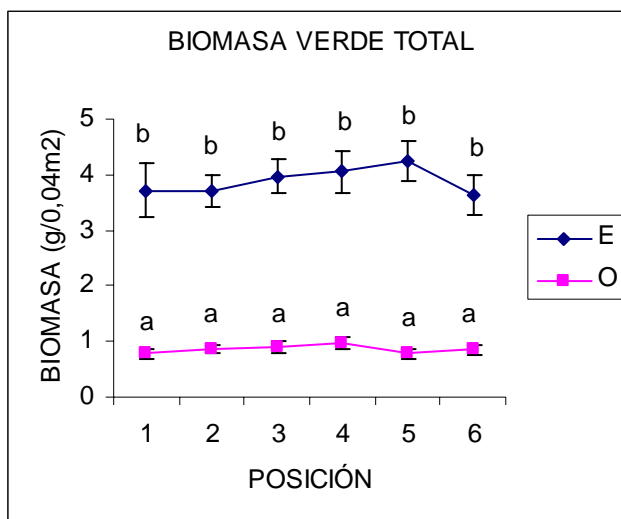


Figura IV.6.1.2. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de biomasa verde total (peso seco), obtenidos para cada posición respecto al matorral y tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

b) Biomasa verde de gramíneas.

Los valores medios de biomasa verde de gramíneas obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la leñosa, en los dos tipos de comunidades, están comprendidos entre $3,02 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,24$ correspondiente a la posición 3 del tipo de comunidad eutrófica, y $0,007 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,004$ perteneciente a la posición 4 del tipo de comunidad oligotrófica.

En el análisis de la varianza (Tabla IV.6.1.2), se detectan diferencias significativas para los dos factores y además la interacción es significativa. Estos resultados indican que: 1) la biomasa verde de gramíneas difiere según la posición respecto al matorral, pero no es igual en los dos tipos de comunidades; y 2) hay diferencias de biomasa verde de gramíneas en los dos tipos de comunidades pero esa diferencia no es igual en todas las posiciones.

En los resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey (Figura IV.6.1.3) se obtiene que la biomasa verde de gramíneas en la comunidad eutrófica es significativamente mayor que en la oligotrófica, en todas las posiciones. Además, en el tipo de comunidad oligotrófica la biomasa verde de gramíneas es significativamente superior en la posición 1 que en las posiciones restantes. En el tipo de comunidad eutrófica no se detectan diferencias significativas, pero sí se aprecia una tendencia al descenso de la biomasa verde de gramíneas en las posiciones más alejadas del matorral.

Tabla IV.6.1.2. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la biomasa verde de gramíneas tras la transformación log (x + 1) de los datos.

BIOMASA VERDE GRAMINEAS				
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,05	8,10**	0,0007
Comunidad (2)	1	15,08	2422,22**	5,331E-18
1x2	5	0,02	3,83**	0,019

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

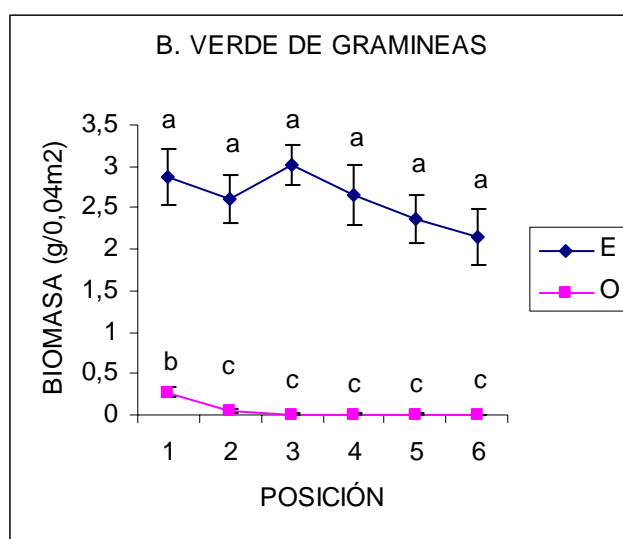


Figura IV.6.1.3. Valores medios (n=20) y errores estándar de biomasa verde de gramíneas (peso seco), obtenidos para cada posición respecto al matorral y el tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes "a posteriori" con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas p<0,05.

En general, hay más biomasa verde de gramíneas cuando las condiciones de humedad son más favorables, es decir, en el tipo de comunidad eutrófica y en el tipo de comunidad oligotrófica en la posición 1, bajo la cubierta del matorral. Además, el matorral parece tener un efecto positivo más claro en el tipo de comunidad con menor disponibilidad de agua edáfica.

c) Biomasa verde de leguminosas

Los valores medios obtenidos para la biomasa verde de leguminosas en las diferentes posiciones respecto a la leñosa, en cada tipo de comunidad, oscilan entre

0,3g/0,04m² ± 0,1 en el tipo de comunidad eutrófica, posición 4, y 0,02 g/0,04m² ± 0,008 en el tipo de comunidad oligotrófica, posición 3.

En el análisis de la varianza de dos vías (Tabla IV.6.1.3) se detectan diferencias significativas en el tipo de comunidad y probablemente significativas en la interacción de los factores. Estos resultados indican que los dos tipos de comunidades presentan diferente biomasa de leguminosas, pero la diferencia probablemente no es igual en todas las posiciones, además, el factor posición hay que analizarlo para cada tipo de comunidad.

Tabla IV.6.1.3. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la biomasa verde de leguminosas tras la transformación log (x + 1) de los datos.

BIOMASA VERDE LEGUMINOSAS				
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,008	1,79	0,176
Comunidad (2)	1	0,13	29,19**	7,327E-05
1x2	5	0,01	2,26*	0,101

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Los análisis “*a posteriori*” realizados con el test de Tukey, evidencian que en el tipo de comunidad eutrófica la biomasa de leguminosas es significativamente menor en la posición 1 que en las posiciones 4, 5 y 6. No obstante, en el tipo de comunidad oligotrófica no se detectan diferencias significativas con la posición. Al comparar entre comunidades, se aprecia que el tipo de comunidad eutrófica presenta una mayor biomasa que el tipo de comunidad oligotrófica en todas las posiciones excepto en las dos bajo el matorral. Es decir, bajo la cubierta los valores medios de biomasa son similares, pero a medida que aumenta la distancia al centro de la leñosa el comportamiento de las leguminosas en los dos tipos de comunidades cambia y se detectan diferencias significativas entre ellas (Figura IV.6.1.4).

En general, se aprecia que la mayor cantidad de biomasa verde de leguminosas se obtiene en el tipo de comunidad eutrófica pero fuera de la influencia del matorral, poniendo de manifiesto un efecto negativo por parte de la leñosa en este tipo de comunidad. Este efecto no se aprecia en el tipo de comunidad oligotrófica y las diferencias entre los dos tipos de comunidades desaparecen en las posiciones bajo la

cubierta del matorral. El efecto del matorral pasa de ser negativo a neutro al aumentar el estrés hídrico (por diferencias edáficas).

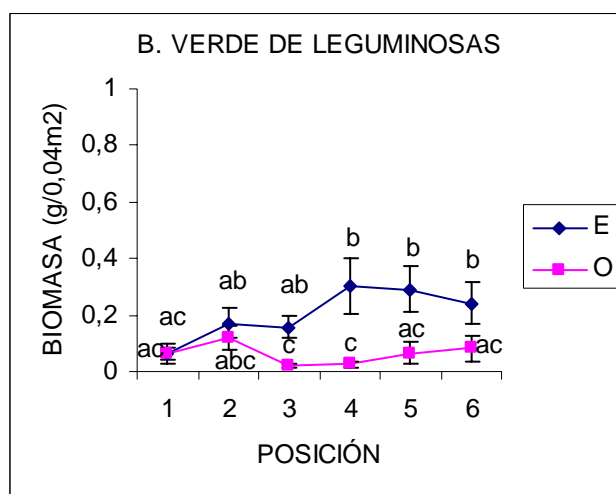


Figura IV.6.1.4. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de biomasa verde de leguminosas (peso seco), obtenidos para cada posición respecto al matorral y el tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

d) Biomasa verde de compuestas

Los valores medios de biomasa verde de compuestas obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la leñosa y los dos tipos de comunidades, oscilan entre $1,08\text{g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,28$ correspondiente al tipo de comunidad eutrófica, posición 5, y $0,18\text{g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,04$ perteneciente al tipo de comunidad oligotrófica, posición 6.

De acuerdo con los resultados del análisis de la varianza (Tabla IV.6.1.4), el factor tipo de comunidad resulta estadísticamente significativo, pero no así la posición o la interacción entre factores. La biomasa verde de compuestas es significativamente mayor en el tipo de comunidad eutrófica (valor medio $0,80\text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,22$; $n=120$) que en el tipo de comunidad oligotrófica (valor medio $0,24\text{ g}/0,04\text{m}^2 \pm 0,05$; $n=120$). Aunque no se detecta un efecto significativo del matorral, hemos incluido también los valores medios \pm errores estándar obtenidos para cada posición y tipo de comunidad (Figura IV.6.1.5). Como se aprecia en dicha figura, en el tipo de comunidad oligotrófica se obtienen valores medios más altos en las dos posiciones bajo la cubierta, sobre todo en la posición 2; es decir, aunque no sea estadísticamente significativo, en este tipo de comunidad sí parece que el matorral pueda tener un cierto efecto positivo sobre la cantidad de biomasa verde de compuestas. En el tipo de comunidad eutrófica no se aprecia un efecto claro del matorral.

Por tanto, la cantidad de biomasa verde de compuestas es mayor en condiciones más húmedas (tipo de comunidad eutrófica) y no se detecta un efecto significativo del matorral. No obstante, en condiciones más secas (tipo de comunidad oligotrófica) puede que la leñosa tenga un cierto efecto positivo.

Tabla IV.6.1.4. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la biomasa verde de compuestas tras la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

BIOMASA VERDE COMPUESTAS				
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,03	1,73	0,187
Comunidad (2)	1	0,78	51,07**	3,358E-06
1x2	5	0,02	1,33	0,303

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

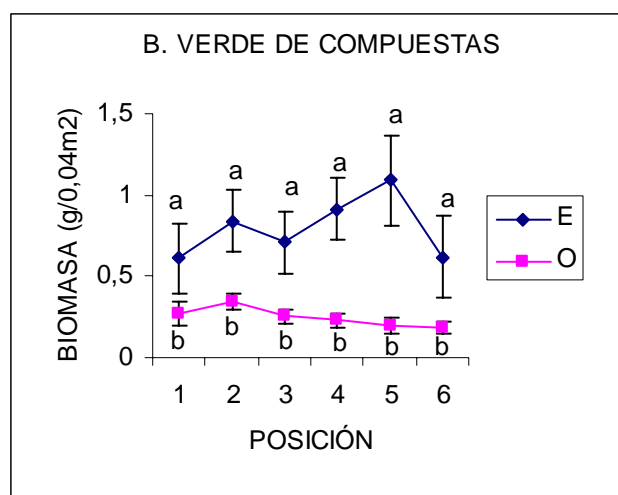


Figura IV.6.1.5. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de biomasa verde de compuestas (peso seco), obtenidos para cada posición respecto al matorral y el tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

e) Biomasa verde de “otras familias”.

Los valores medios obtenidos para la biomasa verde de “otras familias” en las diferentes posiciones respecto a la leñosa, en cada tipo de comunidad, se hallan entre $0,70 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,10$ en el tipo de comunidad oligotrófica, posición 4, y $0,07 \text{ g/0,04m}^2 \pm 0,02$ en el tipo de comunidad eutrófica, posición 3.

En los resultados del análisis de la varianza (Tabla IV.6.1.5) se detectan diferencias significativas para los factores estudiados y la interacción también es significativa. Estos resultados indican que: 1) hay un efecto significativo del matorral sobre la biomasa verde de “otras familias” pero ese efecto no es igual en los dos tipos de comunidades; y 2) la biomasa verde de este grupo de familias es diferente en los dos tipos de comunidades pero la tendencia no es igual en todas las posiciones.

Tabla IV.6.1.5. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la biomasa verde de “otras familias” tras la transformación $\log(x + 1)$ de los datos.

BIOMASA VERDE “OTRAS FAMILIAS”				
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,04	3,86**	0,019
Comunidad (2)	1	0,57	49,89**	3,852E-06
1x2	5	0,04	3,81**	0,020

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Los contrastes “*a posteriori*” realizados con el test de Tukey ponen de manifiesto que en el tipo de comunidad oligotrófica, la biomasa verde de “otras familias”, es significativamente menor en la posición 1 que en las posiciones 3 a 6, reflejando un efecto negativo por parte del matorral (Figura IV.6.1.6). En el tipo de comunidad eutrófica no se detectan diferencias significativas en ninguna posición y sólo se aprecia un aumento de biomasa en la posición 5 pero sin significación estadística. Entre comunidades, cabe destacar que bajo la cubierta del matorral, especialmente en la posición 1, ambos tipos de comunidades tienen una biomasa similar, pero en las otras posiciones se detecta mayor biomasa en el tipo de comunidad oligotrófica, con diferencias estadísticamente significativas para las posiciones, 3 ,4 y 6.

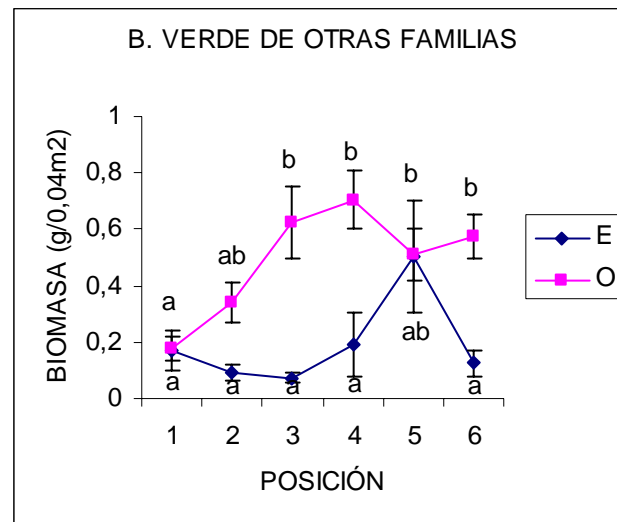


Figura IV.6.1.6. Valores medios ($n=20$) y errores estándar de biomasa verde de “otras familias” (peso seco), obtenidos para cada posición respecto al matorral y el tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

Así pues, este grupo, y a diferencia de los ya mencionados, presenta mayor cantidad de biomasa verde en el tipo de comunidad oligotrófica y fuera de la influencia del matorral, es decir, en las condiciones más secas de las estudiadas. El efecto del matorral pasa de ser neutro a negativo al aumentar el estrés hídrico (por diferencias edáficas).

IV.6.2. Proporción de la biomasa que se mantiene verde (valores relativos).

a) Proporción de biomasa verde Total

Los valores medios de los porcentajes (Biomasa verde respecto a biomasa total en cada cuadrado) obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la leñosa en los dos tipos de comunidades, oscilan entre $85,8\% \pm 3,0$ correspondiente al tipo de comunidad eutrófica, posición 5, y $51,8\% \pm 4,7$ perteneciente al tipo de comunidad oligotrófica, posición 1.

En el análisis de la varianza (Tabla IV.6.2.1) se detectan diferencias significativas para los dos factores y para la interacción. Estos resultados indican que: 1) hay efecto significativo del matorral sobre la proporción de biomasa que se mantiene verde pero ese efecto no es igual en los dos tipos de comunidades; y 2) hay diferencia en la proporción de biomasa que se mantiene verde en los dos tipos de comunidades, pero esta diferencia no es igual en todas las posiciones.

Tabla IV.6.2.1. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la proporción de biomasa total que se mantiene verde.

% DE BIOMASA VERDE TOTAL				
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	1058,38	3,47*	0,028
Comunidad (2)	1	10697,77	35,11**	2,782E-05
1x2	5	1750,51	5,74**	0,004

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Los contrastes “*a posteriori*” realizados con el test de Tukey (Figura IV.6.2.1) ponen de manifiesto que en el tipo de comunidad eutrófica el porcentaje que se mantiene verde (en torno al 80%) es mayor que en el tipo de comunidad oligotrófica, excepto en la posición 6, aunque las diferencias únicamente son significativas para las dos posiciones bajo la cubierta. En este tipo de comunidad no se detecta ningún efecto claro del matorral porque no hay cambios significativos entre las posiciones, pero se aprecia una disminución en la posición más externa que puede indicar un inicio del secado de la biomasa más rápido fuera del matorral. Sin embargo, en el tipo de

comunidad oligotrófica la proporción de biomasa que permanece verde es menor en las dos posiciones bajo la cubierta, que en las posiciones 4 y 6 del mismo tipo de comunidad y que en todas las posiciones del tipo de comunidad eutrófica excepto la 6; es decir, si se valora el % de biomasa total que permanece verde en cada unidad muestral en el tipo de comunidad oligotrófica, parece ser que el matorral no solo no contribuye a mantener verde más tiempo la biomasa aérea sino que parece reducirlo.

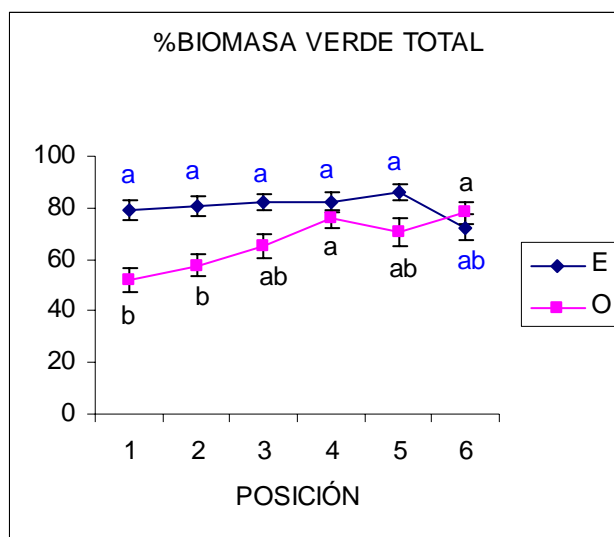


Figura IV.6.2.1. Valores medios ($n=20$) \pm errores estándar de los porcentajes de biomasa que permanece verde en cada unidad muestral, obtenidos para cada posición respecto al matorral y tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

Ante los resultados obtenidos en el tipo de comunidad oligotrófico, contrarios a los esperados, hemos considerado oportuno incluir también los valores absolutos obtenidos para la biomasa seca total (Figura IV.6.2.2.A, B) y la biomasa seca de las diferentes familias (Figura IV.6.2.7 y IV.6.2.8); en las figuras se han representado también los valores correspondientes de biomasa verde, analizados en el apartado anterior, para facilitar la interpretación.

Al analizar los datos de biomasa seca total obtenidos en el tipo de comunidad oligotrófica, se detectan diferencias significativas en el Anova de 1 vía (Tabla IV.6.2.2) y en los contrastes “*a posteriori*” se obtiene que la biomasa seca en las dos posiciones bajo el matorral es significativamente mayor que en las posiciones 4, 5 y 6; la posición 3 (borde) tiene un valor medio también más bajo, pero la diferencia solo es significativa con la posición 1. Por tanto, hay más biomasa seca debajo del matorral que fuera, fundamentalmente de gramíneas (Figuras IV.6.2.2. B; IV.6.2.3), precisamente la

familia que aporta más biomasa, tanto total como verde, en las posiciones bajo la cubierta.

Así pues, los resultados de la proporción de biomasa total que se mantiene verde en el tipo de comunidad oligotrófica dependen en gran medida de las gramíneas, familia cuya biomasa se ve favorecida bajo la cubierta del matorral y que en las fechas de toma de datos ya se encontraba en fase avanzada de secado (**Figura IV.6.2.3.**), como se verá a continuación. No obstante, los porcentajes dependen también del grupo “otras familias”, que contribuye principalmente a la biomasa en las posiciones externas y que en las fechas de toma de datos apenas habían comenzado a secarse (**Figura IV.6.2.6.**).

Por tanto, los resultados al trabajar con valores de porcentaje verde de la biomasa total pueden llevar a interpretaciones erróneas o confusas.

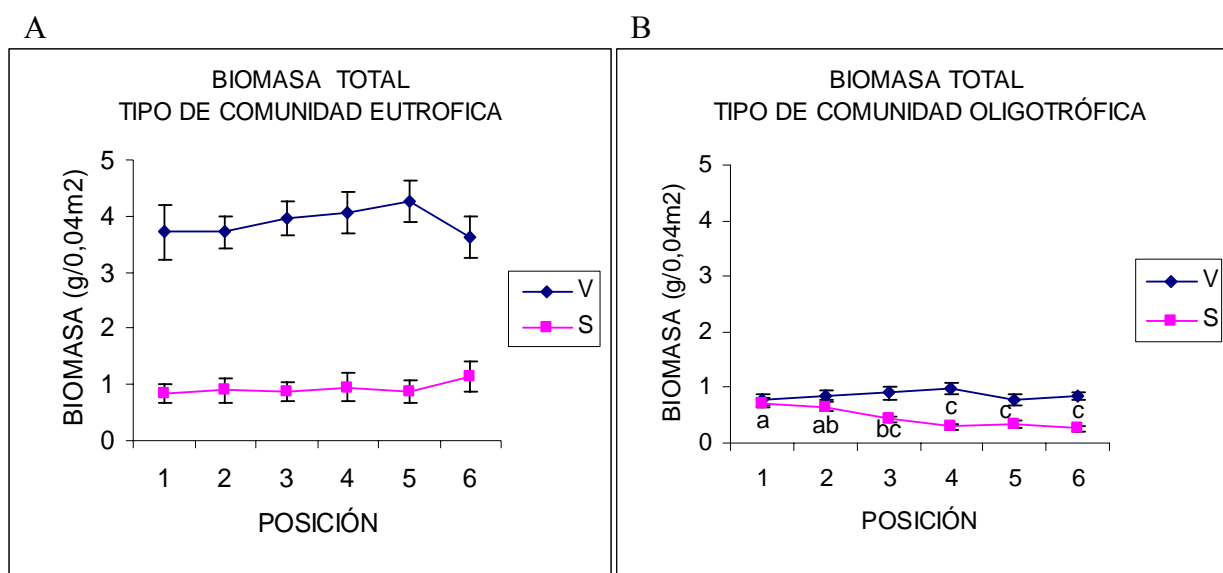


Figura IV.6.2.2. Valores medios ($n=20$) \pm errores estándar de biomasa total obtenidos para cada posición respecto al matorral, A- en el tipo de comunidad oligotrófica, B- en el tipo de comunidad eutrófica. V: biomasa verde; S: biomasa seca. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

Tabla IV.6.2.2. Resultados de los análisis de la varianza de una vía (posición), obtenidos para la biomasa seca obtenida en el año muy seco y tipo de comunidad oligotrófica.

	BIOMASA TOTAL			
	df	MC	F	p
SECA	5	0,77	9,04**	2,931E-07

** $p<0,01$ altamente significativo; * $p<0,05$ significativo; * $p<0,1$ probablemente significativo

b) Proporción de biomasa verde en gramíneas

Los valores medios obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la leñosa, en los dos tipos de comunidades, están comprendidos entre $80,0\% \pm 3,3$ correspondiente al tipo de comunidad eutrófica, posición 3, y $11,0\% \pm 1,1$ perteneciente al tipo de comunidad oligotrófica, posición 3.

En el análisis de la varianza (Tabla IV.6.2.3) se detectan diferencias significativas para los dos factores y para la interacción entre ellos. Esto indica que 1) hay efecto significativo del matorral sobre la proporción de biomasa de gramíneas que se mantiene verde pero ese efecto no es igual en los dos tipos de comunidades; y 2) hay diferencia en la proporción de biomasa de gramíneas que se mantiene verde pero esta diferencia no es igual en todas las posiciones.

Tabla IV.6.2.3. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la proporción de biomasa en gramíneas que se mantiene verde.

% DE BIOMASA VERDE EN GRAMINEAS				
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	1747,47	5,82**	0,003
Comunidad (2)	1	228877,67	762,70**	2,818E-14
1x2	5	1241,81	4,14**	0,015

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

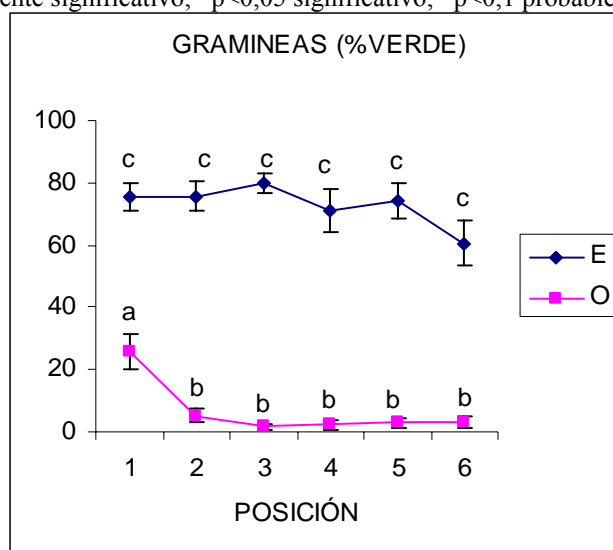


Figura IV.6.2.3. Valores medios (n=20) y errores estándar del porcentaje de biomasa en gramíneas que permanece verde, obtenidos para cada posición respecto al matorral y tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). Resultados de los contrastes "a posteriori" con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas p<0,05.

Los resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey ponen de manifiesto que en el tipo de comunidad oligotrófica, en la posición 1, el porcentaje de biomasa de gramíneas que permanecía verde es significativamente mayor que en las otras posiciones (Figura IV.6.2.3). Por otra parte, en el tipo de comunidad eutrófica no se detectan diferencias significativas con la posición, pero si la tendencia a disminuir levemente en las 3 posiciones más alejadas al centro de la leñosa (Figura IV.6.2.3). Además, el tipo de comunidad eutrófica presenta porcentajes significativamente más altos que el tipo de comunidad oligotrófica, en cualquier posición.

Valorando el porcentaje de biomas en gramíneas que permanece verde en las diferentes unidades muestrales, nuestros datos ponen de manifiesto que la biomasa de gramíneas al momento de la toma de datos, ya había empezado a secarse, puesto que la biomasa verde en el tipo de comunidad eutrófica era en promedio del 73% y en el tipo de comunidad oligotrófica sólo llega a ser en el mejor de los casos (bajo el matorral) del 26%. Sin embargo, nuestros datos evidencian que el matorral permite una prolongación de la biomasa verde en el tiempo en los dos tipos de comunidades y este efecto de mantenimiento en el tiempo, es estadísticamente significativo en el tipo de comunidad con mayor estrés por condiciones edáficas.

c) Proporción de biomasa verde en leguminosas

En este apartado para llevar a cabo un análisis mas acertado, hemos tenido que prescindir de los datos cuyo valor de cero represente la ausencia total de biomasa en la unidad de muestreo. Los valores medios obtenidos para las diferentes posiciones respecto al matorral, en cada tipo de comunidad, quedan comprendidas entre 100% en el tipo de comunidad eutrófica, posiciones 2-5, y $88,9 \% \pm 11,1$ en el tipo de comunidad oligotrófica, posiciones 5 y 6.

En el análisis de la varianza (Tabla IV.6.2.4) no se detectan diferencias significativas en ningún factor ni en la interacción entre ellos. Estos resultados indican que el matorral no ejerce ningún efecto significativo sobre el porcentaje de biomasa en leguminosas que permanece verde y que el tipo de comunidad tampoco influye significativamente sobre esta familia.

Tabla IV.6.2.4. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la proporción de biomasa en leguminosas que se mantiene verde.

% DE BIOMASA VERDE EN LEGUMINOSAS				
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,07	0,90	0,481
Comunidad (2)	1	0,11	1,51	0,221
1x2	5	0,10	1,42	0,219

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Aunque no se detecten diferencias significativas en los factores estudiados ni tampoco en la interacción, si se analiza de forma más detenida los datos para así apreciar las tendencias en los dos tipos de comunidades. Es así como en la figura IV.6.2.4 se aprecia que el porcentaje de biomasa verde en leguminosas en el tipo de comunidad oligotrófica tiende a prolongarse en el tiempo debido a la presencia del matorral. En el tipo de comunidad eutrófica la tendencia en la posición 1, es opuesta. Los resultados ponen de manifiesto que esta familia al momento del muestreo, presentaba en su mayoría biomasa verde y sólo una baja proporción de biomasa se hallaba seca. Además, el hecho de hallar poca biomasa seca no nos permite, apreciar plenamente el efecto del matorral en la prolongación en el tiempo en esta familia.

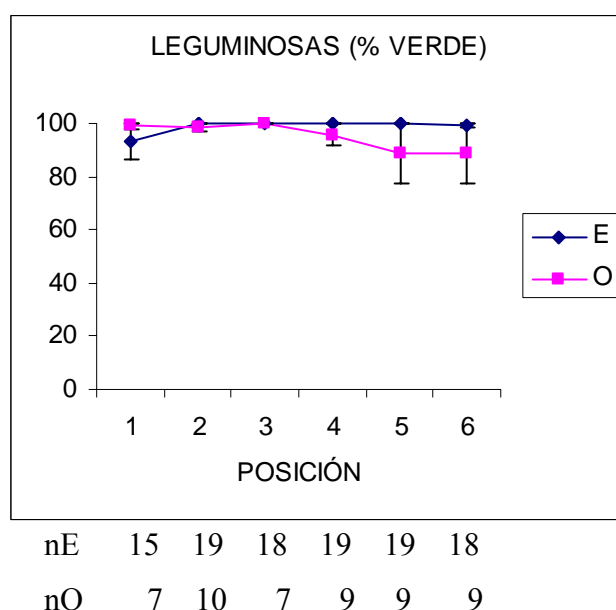


Figura IV.6.2.4. Valores medios \pm errores estándar del porcentaje de biomasa en leguminosas que permanece verde, obtenidos para cada posición respecto al matorral y tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). n \neq valores por eliminación de las unidades muestrales con biomasa cero de leguminosas.

En general se aprecia un efecto positivo (sin significación estadística) de la leñosa en cuanto a prolongación en el tiempo de la bioma verde se refiere en el tipo de comunidad oligotrófica de esta familia. Dicho efecto no es evidente en el tipo de comunidad eutrófica.

d) Proporción de biomasa verde en compuestas

Siguiendo el esquema desarrollado en la familia de las leguminosas, se han eliminado del análisis los datos cuyo valor de cero representa la ausencia total de biomasa de compuestas en la unidad de muestreo. Los valores medios de la proporción de biomasa de compuestas obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la leñosa y los dos tipos de comunidades, oscilan entre 100% correspondiente al tipo de comunidad eutrófica, y $87,9 \% \pm 6,9$ perteneciente al tipo de comunidad oligotrófica, posición 2.

En el análisis de la varianza (Tabla IV.6.2.5) solo se detectan diferencias significativas para el factor tipo de comunidad. Se obtiene entonces que la biomasa verde en compuestas es diferente en los dos tipos de comunidades, mayor en la eutrófica (100%) que en la oligotrófica ($95\% \pm 4,0$).

Tabla IV.6.2.5. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la proporción de biomasa en compuestas que se mantiene verde.

% DE BIOMASA VERDE EN COMPUESTAS				
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	0,06	0,65	0,659
Comunidad (2)	1	0,48	5,23	0,023
1x2	5	0,06	0,65	0,659

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

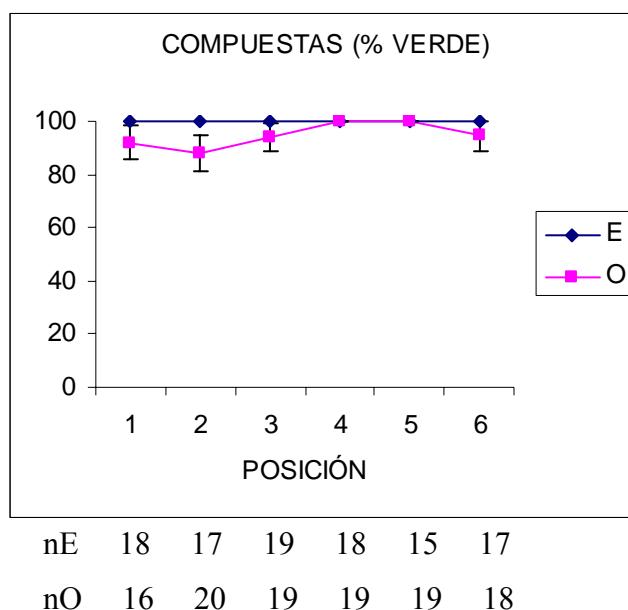


Figura IV.6.2.5. Valores medios \pm errores estándar del porcentaje de biomasa en compuestas que permanece verde, obtenidos para cada posición respecto al matorral y tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). $n \neq$ valores por eliminación de las unidades muestrales con biomasa cero de compuestas.

Como se aprecia en la figura IV.6.2.5 la proporción de biomasa en compuestas que se mantiene verde presenta tendencias diferentes en los dos tipos de comunidades. En el tipo de comunidad eutrófica la proporción de biomasa en compuestas que permanece verde es del 100% en todas las posiciones. En el tipo de comunidad oligotrófica, en las posiciones bajo el matorral se evidencia biomasa seca de compuestas.

Estos resultados ponen de manifiesto, que gran parte de la biomasa de esta familia estaba verde al momento de la toma de datos principalmente en el tipo de comunidad eutrófica, mientras que en el tipo de comunidad oligotrófica ya se había empezado a secar bajo el matorral.

e) Proporción de biomasa verde en “otras familias”

En este apartado, debido a la ausencia de biomasa de esta grupo de familias en algunas unidades muestrales, también se han eliminado los datos con valor cero del análisis. Los valores medios de la proporción de biomasa verde de “otras familias” obtenidos para en las diferentes posiciones respecto a la leñosa, en cada tipo de comunidad, oscilan entre 100% en el tipo de comunidad eutrófica, posición 1, y 65,0 %

$\pm 10,9$ perteneciente al tipo de comunidad eutrófica, posición 6. En el análisis de la varianza (Tabla IV.6.2.6) no se detectan diferencias significativas para ninguno de los factores pero si en la interacción entre los dos. Estos resultados sugieren que el efecto del matorral puede depender del tipo de comunidad y viceversa.

Tabla IV.6.2.6. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (posición al matorral y tipo de comunidad), obtenidos para la proporción de biomasa en “otras familias” que se mantiene verde.

% DE BIOMASA VERDE EN “OTRAS FAMILIAS”				
	df	MC	F	p
Posición (1)	5	389,78	0,41	0,840
Comunidad (2)	1	532,59	0,56	0,454
1x2	5	3732,18	3,95**	0,002

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

Aunque no se ha obtenido significación en los factores, el haber detectado una interacción significativa nos ha llevado a comparar con más detalle los resultados. Tal y como se aprecia en la Figura IV.6.2.6 los resultados de los contrastes “*a posteriori*” (Figura) evidencian que la proporción de biomasa de “otras familias” que permanece verde en el tipo de comunidad eutrófica es significativamente mayor en la posición 1 con respecto a la posición 6. En el tipo de comunidad oligotrófica no se aprecian diferencias significativas con la posición aunque si se aprecia una menor proporción de biomasa de “otras familias” que permanece verde bajo el matorral. Adicionalmente las posiciones 6 de los tipos de comunidades difieren entre sí.

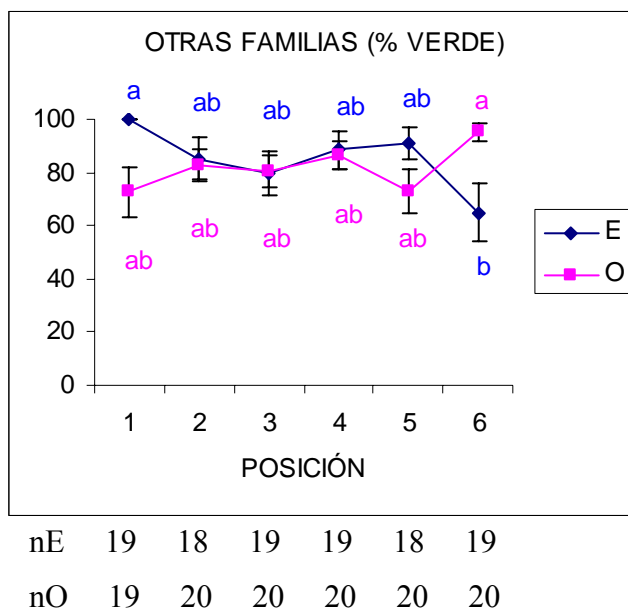


Figura IV.6.2.6. Valores medios \pm errores estándar del porcentaje de biomasa en “otras familias” que permanece verde, obtenidos para cada posición respecto al matorral y tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). n \neq valores por eliminación de las unidades muestrales con biomasa cero del grupo “otras familias”. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Scheffé; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0,05$.

En general, el matorral mantiene por más tiempo la biomasa verde en “otras familias” en el tipo de comunidad eutrófica, y en el tipo de comunidad más pobre el efecto no es muy evidente.

En resumen se puede observar que el matorral permite una prolongación en el tiempo sobre la proporción de biomasa verde de gramíneas en los dos tipos de comunidades, (siendo significativo en la comunidad más pobre), en la familia de las leguminosas y en el grupo de “otras familias” tipo de comunidad eutrófica. Las leguminosas (tipo de comunidad eutrófica), compuestas y “otras familias” (tipo de comunidad oligotrófica) tienden a presentar una mayor biomasa seca bajo la cubierta del matorral que fuera (diferencias estadísticamente significativas únicamente en “otras familias”, tipo de comunidad oligotrófica).

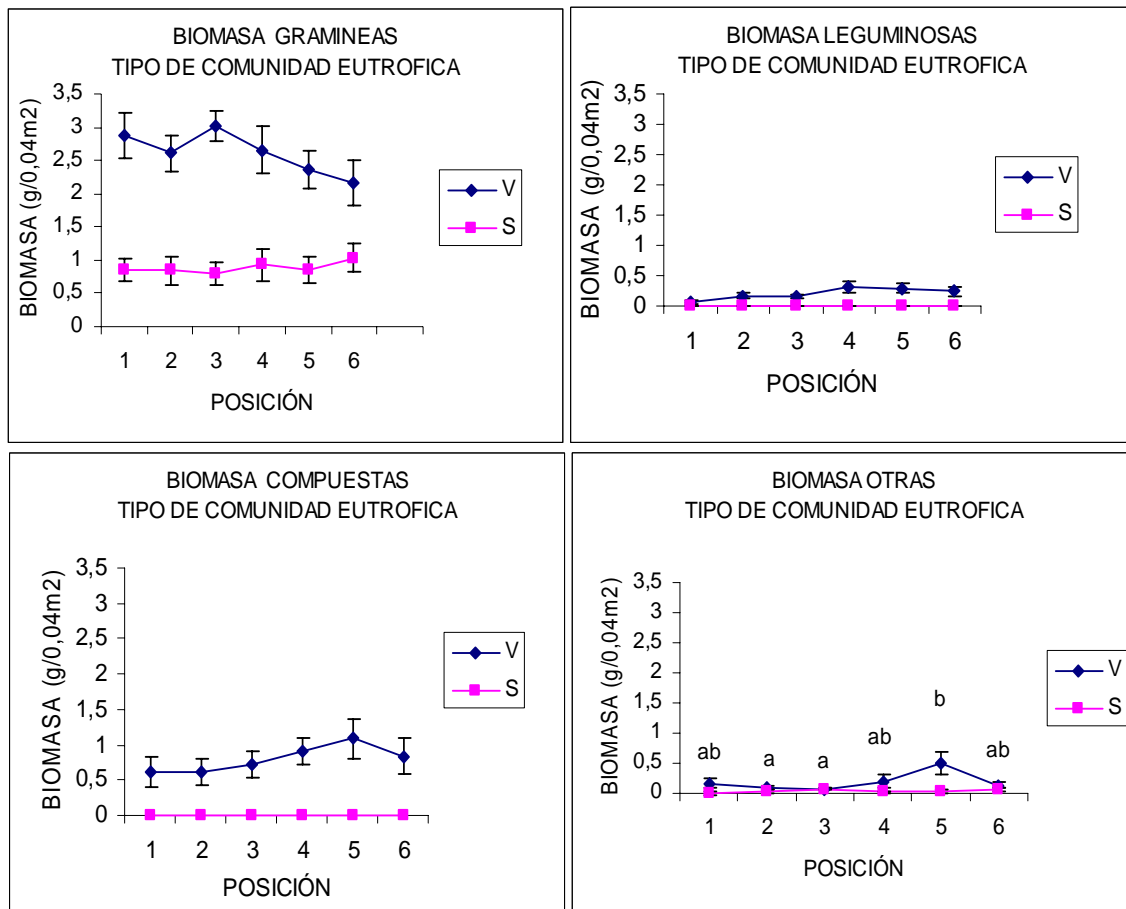


Figura IV.6.2.7. Valores medios ($n=20$) \pm errores estándar de biomasa de gramíneas, leguminosas, compuestas y “otras familias” obtenidos para cada posición respecto al matorral y tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). V: biomasa verde; S: biomasa seca. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

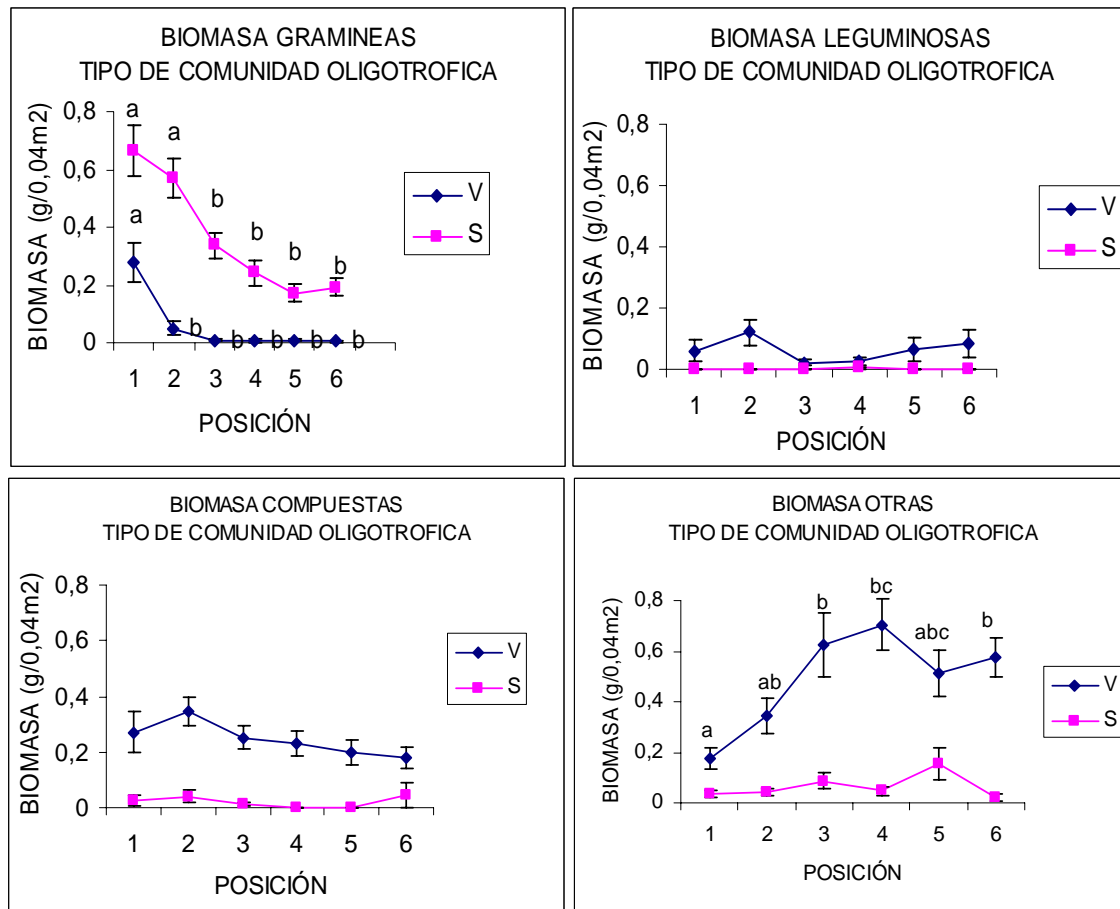


Figura IV.6.2.8. Valores medios ($n=20$) \pm errores estándar de biomasa de gramíneas, leguminosas, compuestas y “otras familias” obtenidos para cada posición respecto al matorral y tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica). V: biomasa verde; S: biomasa seca. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0,05$.

IV.7. DIVERSIDAD ALFA Y SUS COMPONENTES.

IV.7.1. Diversidad alfa

Los valores medios de diversidad de Shannon obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la planta de matorral, en cada año y tipo de comunidad, quedan comprendidos en un amplio rango ($1,51 \pm 0,14$ en el año seco, oligotrófico, posición 1; $2,89 \pm 0,09$ en el año húmedo, eutrófico, posición 6). Para analizar el efecto del matorral sobre la diversidad alfa se consideraron tres factores a la vez: tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral, con el objetivo de ver si existe efecto sobre la diversidad y si ese efecto cambia según el año y el tipo de comunidad (interacción entre factores).

En el análisis de la varianza de tres vías (Tabla IV.7.1.1), se detectan diferencias altamente significativas para los tres factores independientemente (tipo de comunidad, año y posición), y a su vez una interacción significativa entre comunidad y posición e interacción triple. Esto indica que: 1) hay diferencias en diversidad entre los dos tipos de comunidades pero la tendencia no es igual todos los años ni para todas las posiciones; 2) hay diferencias significativas en diversidad entre los tres años pero la tendencia no es igual en los dos tipos de comunidades ni para las diferentes posiciones; y 3) hay efecto significativo del matorral sobre la diversidad según la posición respecto a la leñosa pero ese efecto no sigue la misma tendencia todos los años ni en los dos tipos de comunidades.

Tabla IV.7.1.1. Resultados del análisis de la varianza de tres vías (tipo de comunidad, año y posición al matorral) para la diversidad de Shannon.

DIVERSIDAD DE SHANNON				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Comunidad (1)	5	4,71	14,89**	<0,001
Año (2)	2	17,43	55,067**	<0,001
Posición (3)	1	10,81	34,17**	<0,001
1x2	10	0,46	1,46	0,151
1x3	5	1,072	3,39**	0,005
2x3	2	0,74	2,35*	0,096
1x2x3	10	1,26	3,97**	<0,001

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

A la vista de estos resultados pasamos a llevar a cabo las comparaciones que más nos interesan:

- a) caracterizar las comunidades de herbáceas “sin matorral”, considerando la posición más alejada del matorral (posición 6), en los distintos años, y
- b) analizar el efecto del matorral (variable posición) en cada tipo de comunidad y año.

a) Diversidad de la comunidad herbácea “sin matorral” (posición 6).

En el Anova de dos vías (tipo de comunidad y año) de todos los datos (Tabla IV.7.1.2), únicamente se detectan diferencias significativas entre años, no encontrándose diferencias entre tipos de comunidades, ni interacción entre ambos factores. Como se ve en la figura IV.7.1.1 es en el año muy seco en el que se registran los valores más bajos de diversidad alfa en la posición 6.

Tabla IV.7.1.2. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año) para la diversidad de Shannon en la posición 6.

DIVERSIDAD DE SHANNON				
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	0,16	0,57	0,452
Año (2)	2	5,00	17,71 **	<0,001
1x2	2	0,43	1,51	0,224

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

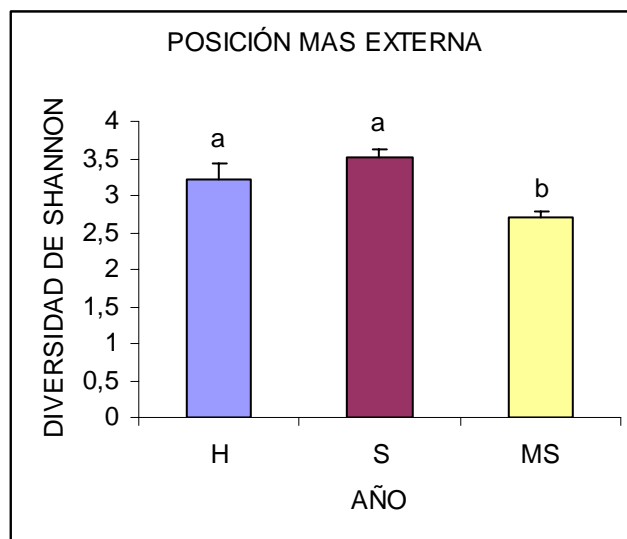


Figura IV.7.1.1. Valores medios y errores estándar ($n = 40$ en cada año) de la diversidad de Shannon, obtenidos en la posición 6 para cada año (H: húmedo; S: seco; MS: muy seco), independientemente del tipo de comunidad, y resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0,05$.

b) Efecto del matorral sobre la diversidad de la comunidad herbácea (Variable posición).

En la figura IV.7.1.2 se recogen los resultados de los cambios en la diversidad de Shannon con la posición respecto de la leñosa, diferenciando tipo de comunidad (eutrófica y oligotrófica) y años (húmedo, seco y muy seco). Los valores de diversidad alfa fluctúan entre $1,51 \pm 0,15$ bajo el matorral (posición 1) en la comunidad oligotrófica el año seco, y $2,81 \pm 0,09$ en el cuadrado más externo (posición 6) de la comunidad eutrófica el año húmedo.

En general, se observa como la leñosa parece tener un efecto negativo significativo sobre la diversidad de la comunidad herbácea, que tiende a disminuir bajo su influencia (posiciones 1 y 2) en las condiciones más extremas del gradiente estudiado, que se corresponden con el pasto eutrófico del año húmedo, y con el pasto oligotrófico de los años seco y muy seco (Tabla IV.7.1.3). En las condiciones intermedias de estrés hídrico, como son las correspondientes a la comunidad oligotrófica del año húmedo y a la eutrófica de los años seco y muy seco, no se detecta efecto negativo significativo del matorral sobre la diversidad.

Tabla IV.7.1.3. Resultados del análisis de la varianza de una vía (posición respecto al matorral) para la diversidad de Shannon, en cada año y tipo de comunidad.

		DIVERSIDAD DE SHANNON					
		OLIGOTRÓFICO			EUTRÓFICO		
AÑO	df	MC	F	p	MC	F	p
HÚMEDO	5	0,46	0,98	0,43	0,77	3,83*	0,003
SECO	5	5,92	16,16**	<0,001	0,16	0,56	0,69
MUY SECO	5	1,25	5,69**	<0,001	0,34	1,62	0,16

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

En cuanto a las tendencias encontradas en ambas comunidades, son similares entre sí en los años húmedo y muy seco, mientras que difieren bastante en el seco, en el que no se observa un efecto negativo de la leñosa si el pasto es eutrófico, como ya se ha comentado anteriormente (Figura IV.7.1.3).

Por otro lado, los resultados sugieren que la leñosa incrementa, bajo su influencia, las diferencias de diversidad alfa entre comunidades, en los años seco (posición 1) y muy seco (posiciones 1 y 2), mientras que en el año húmedo las diferencias de diversidad entre comunidades se mantienen a lo largo de todo el gradiente de distancia a la planta (Figura IV.7.1.3).

DIVERSIDAD DE SHANNON

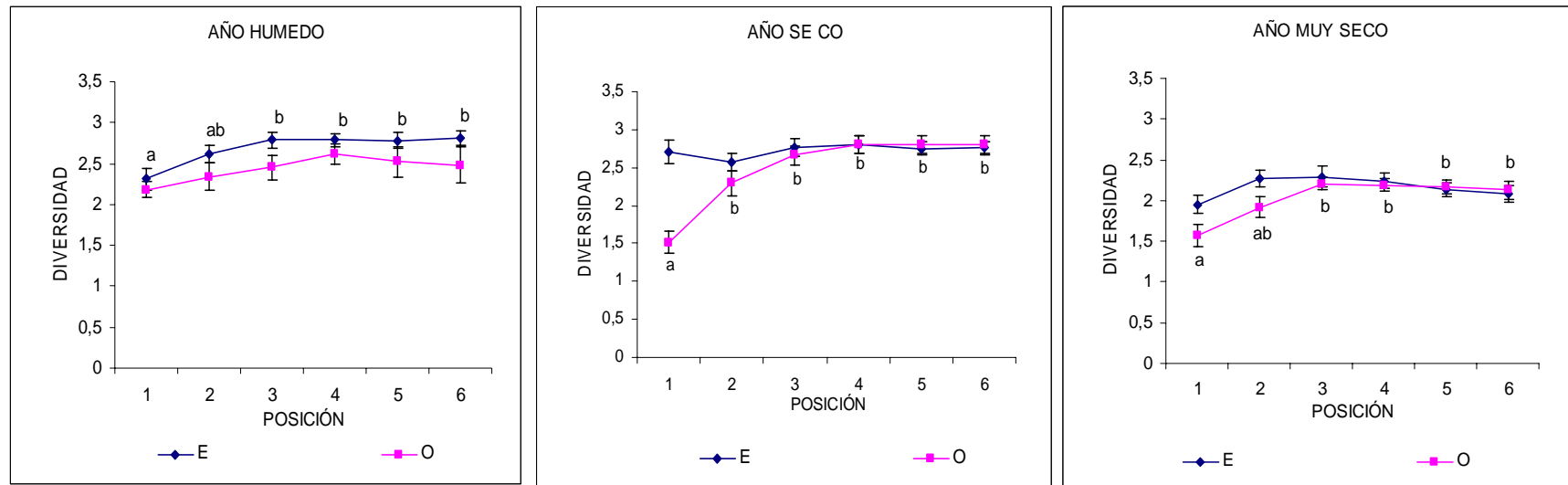


Figura IV.7.1.3. Valores medios y errores estándar ($n = 20$ en cada posición) de la diversidad de Shannon (H') en función de la posición respecto al matorral, para ambas comunidades en los tres años de muestreo. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0.05$.

IV.7.2. Riqueza a nivel inventario

Los valores medios de riqueza obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la planta de matorral en cada año y tipo de comunidad quedan comprendidas entre el rango de $7,4 \pm 0,44$ (año muy seco, tipo de comunidad eutrófica, posición 6), y $13,65 \pm 0,7$ (año seco, tipo de comunidad eutrófica, posición 6). Para analizar el efecto del matorral sobre la riqueza se consideraron tres factores en un mismo análisis: tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral, con el objetivo de ver si existe efecto sobre la riqueza a nivel inventario y si ese efecto cambia según el año y el tipo de comunidad (interacción entre factores).

En el Anova de tres vías (Tabla IV.7.2.1), se detectan diferencias estadísticamente significativas para los tres factores considerados independientemente (tipo de comunidad, año y posición), así como para todas las posibles interacciones dobles entre ellos, e interacción triple. Esto indica que: 1) se presentan diferencias en la riqueza entre los dos tipos de comunidades pero la tendencia no es igual todos los años ni en todas las posiciones; 2) hay diferencias significativas en la riqueza entre los tres años pero la tendencia no es igual en los dos tipos de comunidades ni para las diferentes posiciones; y 3) hay efecto significativo del matorral sobre la riqueza de herbáceas según la posición respecto a la leñosa pero ese efecto no sigue la misma tendencia todos los años ni en los dos tipos de comunidades.

Tabla IV.7.2.1 Resultados del análisis de la varianza de tres vías (tipo de comunidad, año y posición al matorral) para la riqueza a nivel inventario.

RIQUEZA				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Comunidad (1)	5	135,12	15,99**	<0,001
Año (2)	2	945,00	111,84**	<0,001
Posición (3)	1	45,50	5,38*	0,021
1x2	10	35,57	4,21**	<0,001
1x3	5	24,27	2,87*	0,014
2x3	2	111,43	13,19**	<0,001
1x2x3	10	20,49	2,42**	0,008

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

A la vista de estos resultados pasamos a llevar a cabo las comparaciones que más nos interesan:

- a) caracterizar las comunidades de herbáceas “sin matorral”, considerando la posición más alejada del matorral (posición 6), en los distintos años, y
- b) analizar el efecto del matorral (variable posición) en cada tipo de comunidad y año.

a) Riqueza de la comunidad herbácea “sin matorral” (posición 6).

En el Anova de dos vías (tipo de comunidad y año) de todos los datos (Tabla IV.7.2.2), sólo se detectan diferencias significativas para la variable año y no existe interacción entre los factores estudiados, igual que sucedía para la diversidad alfa. En la figura IV.7.2.1 se observa como la mayor riqueza de especies en la comunidad herbácea en ausencia de matorral se da en el año seco, habiéndose encontrado diferencias estadísticamente significativas entre los tres años. Estos resultados ponen de manifiesto que la riqueza se ve favorecida cuando la precipitación es intermedia, independientemente del tipo de pasto.

Tabla IV.7.2.2. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año) para la riqueza de especies en la posición 6.

RIQUEZA DE ESPECIES				
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	2,85	0,38	0,541
Año (2)	2	342,29	45,19	<0,001
1x2	2	2,35	0,31	0,734

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

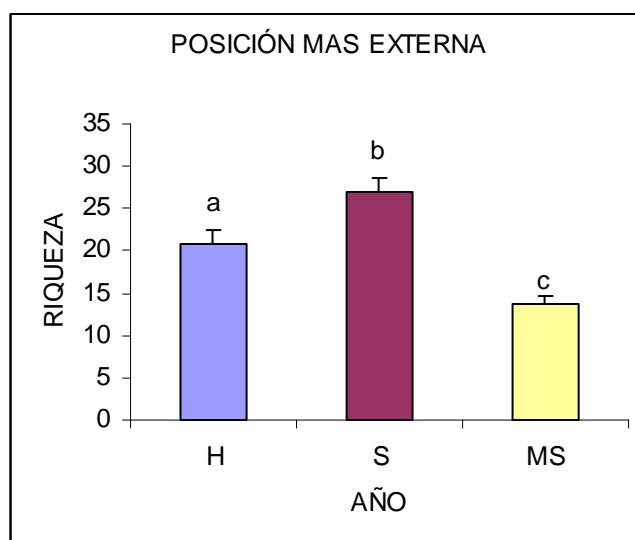


Figura IV.7.2.1. Valores medios y errores estándar ($n = 40$ en cada año) de la riqueza de especies, obtenidos en la posición 6 para cada año (H: húmedo; S: seco; MS: muy seco), independientemente del tipo de comunidad, y resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0,05$.

b) Efecto del matorral sobre la riqueza de la comunidad herbácea (Variable posición).

En cuanto a la riqueza de especies por posición (Figura IV.7.2.3), los valores oscilan entre $6 \pm 0,55$ (año seco, comunidad oligotrófica, posición 1) y $14 \pm 0,7$ (año seco, comunidad eutrófica, posición 6). En general, se observa un efecto negativo significativo del matorral sobre la riqueza de especies herbáceas (Figura IV.7.2.3), que tiende a disminuir bajo su cubierta (posición 1), en las condiciones de menor estrés hídrico, que se corresponden con el año húmedo en ambos tipos de comunidad (Tabla IV.7.2.3). También el año seco en la comunidad oligotrófica (Tabla IV.7.2.3) se detecta un efecto negativo significativo del matorral sobre la riqueza de especies. Sin embargo, en las condiciones de mayor estrés hídrico (año muy seco) no se detecta efecto negativo significativo del matorral sobre la diversidad.

Tabla IV.7.2.3. Resultados del análisis de la varianza de una vía (posición respecto al matorral) para la riqueza, en cada año y tipo de comunidad.

		RIQUEZA					
		OLIGOTROFICO			EUTROFICO		
AÑO	df	MC	F	p	MC	F	p
HUMEDO	5	42,25	3,17*	0,01	21,53	3,29**	0,008
SECO	5	170,43	19,78**	<0,001	10,56	0,98	0,42
MUY SECO	5	5,39	1,51	0,19	8,51	1,86	0,11

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

En un año húmedo, la riqueza de la comunidad herbácea, en ambos tipos de pasto, es significativamente más alta en la zona del borde que bajo o fuera de la influencia de la leñosa. Además, los valores de riqueza del borde son más altos cuando la comunidad es pobre (pasto oligotrófico).

En un año seco, sin embargo, la riqueza es, en general, más alta en un suelo más rico y húmedo, que en uno pobre y con mayor estrés hídrico. Además el efecto del matorral difiere entre tipos de pasto, ya que la riqueza de la comunidad eutrófica no se ve apenas afectada por la presencia de la leñosa, mientras que en el pasto oligotrófico se observa un efecto negativo del matorral que hace disminuir la riqueza bajo su influencia (posiciones 1 y 2).

En el año muy seco, la leñosa no parece inducir cambios en la riqueza de especies, en función de la posición, y ambas comunidades presentan valores muy similares de riqueza, especialmente bajo la cubierta de la leñosa (posiciones 1 y 2) y en el borde (posiciones 3 y 4).

RIQUEZA

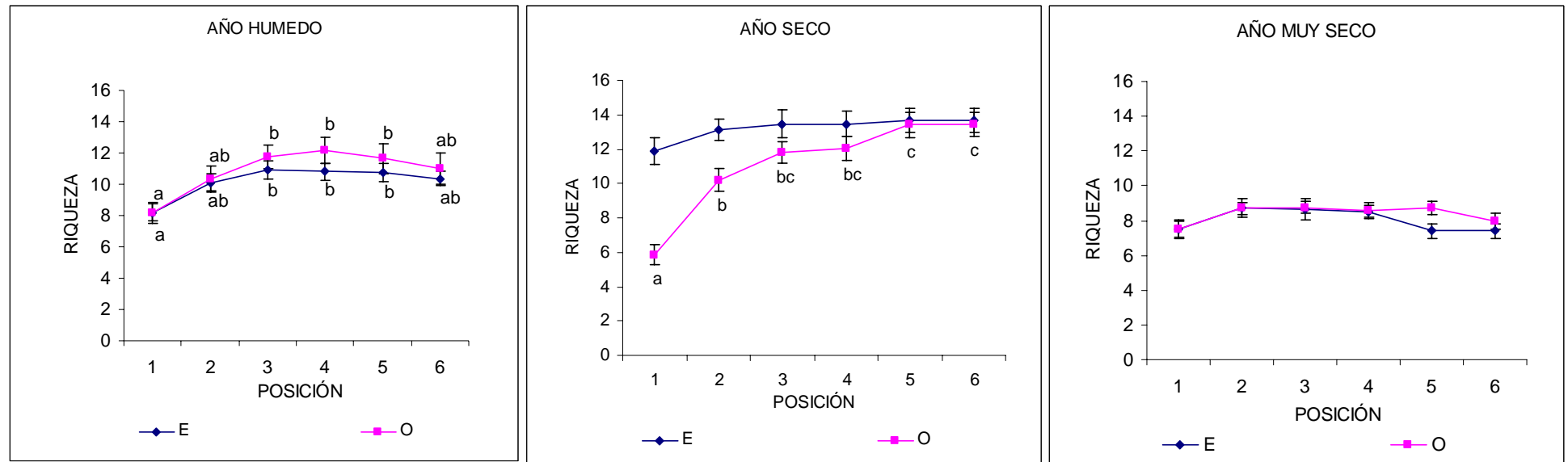


Figura IV.7.2.3. Valores medios y errores estándar ($n = 20$ en cada posición) de la riqueza (S) en función de la posición respecto al matorral, para ambas comunidades en los tres años de muestreo. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0,05$.

IV.7.3. Equitatividad a nivel inventario.

Los valores medios de equitatividad obtenidos para las diferentes posiciones respecto a la planta de matorral en cada año y tipo de comunidad oscilan entre $0,54 \pm 0,04$ (año muy seco, comunidad oligotrófica, posición 1) y $0,84 \pm 0,01$ (año húmedo, comunidad eutrófica, posición 6). Con el objetivo de analizar el efecto del matorral sobre la equitatividad se consideraron tres factores a la vez: tipo de comunidad, año y posición respecto al matorral, y así poder ver si existe efecto sobre la equitatividad y si ese efecto cambia de acuerdo con el año y el tipo de comunidad (interacción entre factores).

El Anova de tres vías (Tabla IV.7.3.1) no detectó diferencias estadísticamente significativas en los valores de equitatividad para ninguno de los tres factores de variación estudiados, ni para ninguna de las interacciones posibles entre ellos

Tabla IV.7.3.1. Resultados del análisis de la varianza de tres vías (tipo de comunidad, año y posición al matorral) para la equitatividad a nivel inventario.

EQUITATIVIDAD				
FUENTE DE VARIACIÓN	df	MC	F	p
Comunidad (1)	5	12,35	0,88	0,492
Año (2)	2	16,36	1,17	0,311
Posición (3)	1	8,00	0,57	0,450
1x2	10	14,91	1,07	0,386
1x3	5	13,07	0,93	0,458
2x3	2	11,26	0,80	0,447
1x2x3	10	15,22	1,09	0,368

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo

De acuerdo con estos resultados no tendría sentido la caracterización de la equitatividad de la comunidad herbácea “sin matorral”, ni la descripción de las tendencias encontradas según la posición al matorral, para cada tipo de comunidad y año. No obstante, para mantener la estructura de este capítulo de resultados, y puesto que necesitamos de la equitatividad, como componente de la diversidad, para explicar las diferencias en ésta, se analizan ambos aspectos a continuación. Tampoco se debe olvidar que muchas de las diferencias por pares estadísticamente significativas pueden

no detectarse en un anova de tres vías, pero sí con análisis parciales como se pone de manifiesto en los resultados presentados a continuación.

a) Equitatividad de la comunidad herbácea “sin matorral” (posición 6).

En el Anova de dos vías (tipo de comunidad y año) de todos los datos (Tabla IV.7.3.2), únicamente se detectan diferencias estadísticamente significativas para la interacción entre año y tipo de comunidad, y probablemente significativas para el tipo de comunidad.

Tabla IV.7.3.2. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (tipo de comunidad y año) para la equitatividad en la posición 6.

EQUITATIVIDAD INVENTARIO				
	df	MC	F	p
Comunidad (1)	1	0,04	3,82*	0,053
Año (2)	2	0,02	1,92	0,152
1x2	2	0,04	3,23*	0,043

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo.

La existencia de interacción entre ambas variables nos obliga a representar los valores de equitatividad inventario correspondientes a los tres años en ambos tipos de comunidades. Como se ve en la figura IV.7.3.1 en el tipo de comunidad eutrófica el valor más alto de equitatividad se registra en el año húmedo, pero únicamente difiere significativamente respecto al año seco. En el tipo de comunidad oligotrófica es el año seco el que presenta mayor equitatividad, aunque no difiere significativamente de los otros dos años de muestreo.

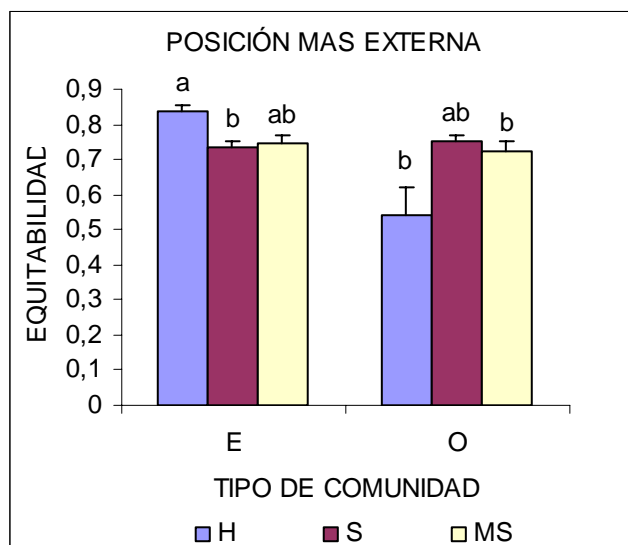


Figura IV.7.3.1. Valores medios y errores estándar (n=20) de la equitatividad, obtenidos en la posición 6 para cada tipo de comunidad (E: eutrófica, O: oligotrófica) y año (H: húmedo; S: seco; MS: muy seco). Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0,05$.

Si se comparan los dos tipos de comunidades se aprecia que únicamente en el año húmedo la equitatividad difiere entre tipos de comunidad (Figura IV.7.3.1), siendo mayor en el eutrófica que en el oligotrófica, lo que explica por qué la significación estadística de las diferencias entre tipos de comunidad es sólo probablemente significativa.

b) Efecto del matorral sobre la equitatividad de la comunidad herbácea (Variable posición).

En cuanto a la componente equitatividad (Figura IV.7.3.2), los valores obtenidos se encuentran comprendidos entre $0,54 \pm 0,04$ (año muy seco, comunidad oligotrófica, bajo el matorral) y $0,84 \pm 0,01$ (año húmedo, comunidad eutrófica, posición 6).

Sólo se han encontrado diferencias de equitatividad estadísticamente significativas con la posición, en los años seco y muy seco cuando la comunidad es oligotrófica (Tabla IV.7.3.3). En ambos casos la leñosa parece reducir la equitatividad o, lo que es lo mismo, incrementar la dominancia de alguna especie bajo su influencia (posiciones 1 y 2). Este aumento de dominancia en la comunidad herbácea, bajo la influencia de la leñosa, ayuda a interpretar la menor diversidad alfa registrada en esas posiciones, en los años seco y muy seco cuando la comunidad es oligotrófica (Figura IV.7.1.2).

Tabla IV.7.3.3. Resultados de los Análisis de la Varianza de una vía (variable: distancia al matorral) para la equitatividad, en los tres años y las dos comunidades.

		EQUITABILIDAD					
		OLIGOTROFICO			EUTROFICO		
AÑO	df	MC	F	p	MC	F	p
HUMEDO	5	83,41	0,95	0,45	0,009	1,77	0,12
SECO	5	0,09	4,87**	0,001	0,016	1,61	0,18
MUY SECO	5	0,11	5,74**	<0,001	0,01	1,28	0,28

**p<0,01 altamente significativo; *p<0,05 significativo; *p<0,1 probablemente significativo.

En cuanto a las tendencias encontradas en ambas comunidades (Figura IV.7.3.2), son similares entre sí en el año húmedo, mientras que difieren bastante en los años seco y muy seco, en los que no se observa un efecto negativo de la leñosa cuando el pasto es eutrófico. Más aún, en el año seco y pasto eutrófico la equitatividad aumenta bajo la leñosa (posición 1) aunque dicho incremento no sea estadísticamente significativo (Tabla IV.7.3.3).

Por otro lado, los resultados sugieren que la leñosa incrementa, bajo su influencia, las diferencias de equitatividad inventario entre comunidades, en los años seco y muy seco, haciendo que sean más altos los valores en la comunidad eutrófica; hecho que ayuda a explicar las diferencias de diversidad alfa registradas en esas posiciones en las mismas circunstancias de año y tipo de comunidad (Figura IV.7.1.2). Sin embargo, en el año húmedo las diferencias de equitatividad entre comunidades se mantienen a lo largo de todo el gradiente de posiciones, siendo siempre la equitatividad más alta en la comunidad eutrófica, y haciendo que también se mantengan las diferencias de diversidad alfa entre comunidades a lo largo del gradiente de posiciones (Figura IV.7.1.2).

EQUITATIVIDAD

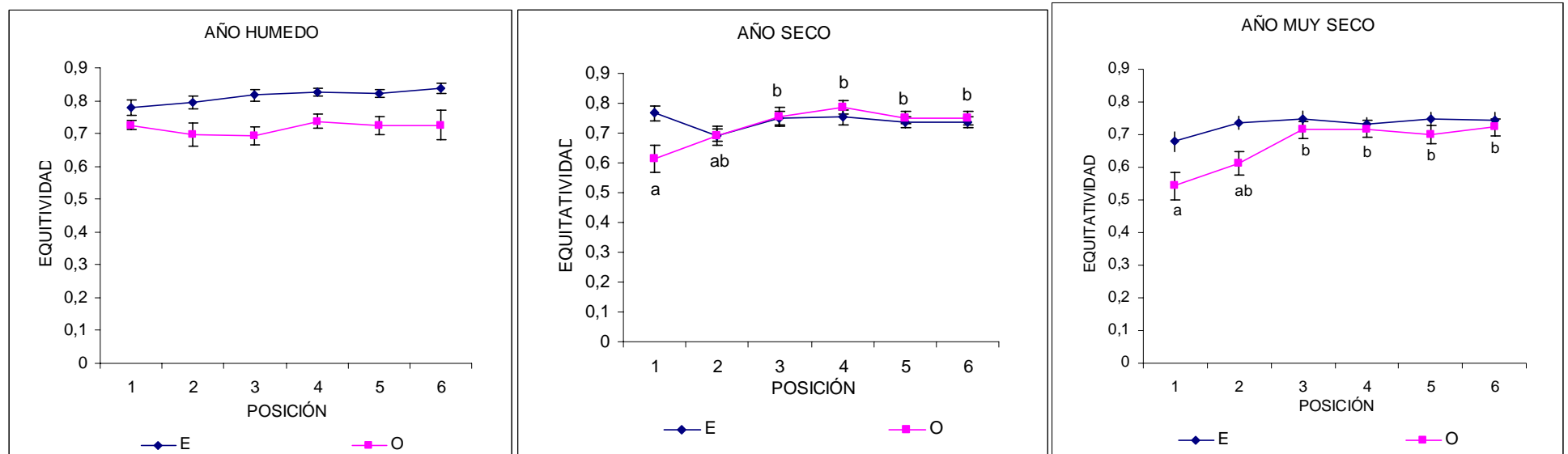


Figura IV.7.3.2. Valores medios y errores estándar ($n = 20$ en cada punto) de la equitabilidad (E) en función de la posición respecto al matorral, para ambas comunidades en los tres años de muestreo. Resultados de los contrastes “*a posteriori*” con el test de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0,05$.

Considerando conjuntamente los resultados de diversidad y de sus componentes (riqueza y uniformidad), se observa que las tendencias de la diversidad en función de la posición respecto de la leñosa se ven determinadas en mayor medida por la riqueza en un año húmedo, por la equitatividad en el año muy seco y por ambas componentes en el año seco.

En el año húmedo, es el aumento de la riqueza de especies desde la posición 1 a la 3, en ambos tipos de comunidad, lo que determina un aumento de la diversidad inventario (estadísticamente significativo en el pasto eutrófico), ya que los valores de equitatividad apenas varían con la posición en ambas comunidades. No obstante, la mayor equitatividad registrada, en general, en el pasto eutrófico determina que también se registren en éste valores más altos de diversidad alfa, a pesar de que los valores de riqueza de especies sean menores en dicha comunidad en todas las posiciones.

En el año seco, ambas componentes contribuyen a explicar las tendencias de diversidad. Así la componente equitatividad explica la mayor diversidad registrada en la posición 1 respecto al resto en el pasto eutrófico, y ambas componentes contribuyen a explicar el incremento estadísticamente significativo de la diversidad desde la posición 1 a la 2 en el pasto oligotrófico.

En el año muy seco parece contribuir más la componente equitatividad, que determina diferencias de diversidad en función de la posición (estadísticamente significativas en el pasto oligotrófico) e incrementa las diferencias de diversidad entre tipos de comunidades (mayor en el eutrófico), sobre todo bajo la influencia de la leñosa (posiciones 1 y 2).

IV.8. EFECTOS SOBRE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA

IV.8.1. Exploración Inicial de los Datos

En el DCA aplicado al conjunto de los datos (porcentajes de cobertura de todas las especies inventariadas, calculados como valores medios para cada posición de las cinco plantas seleccionadas para cada tipo de comunidad y año) genera una ordenación de los mismos (Figura IV.8.1.1) con una longitud del gradiente para el primer eje de 3,423 unidades de desviación estándar (SD units), que junto con el alto número de ceros en la matriz de especies sugiere que la aproximación unimodal es apropiada para describir la relación entre especies y variables ambientales (ter Braak y Prentice, 1988; ter Braak y Smilauer, 2002). La inercia absorbida (λ) por los 4 primeros ejes es de 0,559, 0,290, 0,157 y 0,116, respectivamente. El coeficiente de correlación de Kendall (τ) indica correlación positiva, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos a lo largo del DCA 1 y el año ($\tau = 0,504$, $p < 0,01$, $n = 144$), pero también una correlación negativa, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos a lo largo del DCA 1 y el tipo de comunidad ($\tau = 0,412$, $p < 0,01$, $n = 144$). El coeficiente de correlación de Kendall (τ) muestra también correlación positiva, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos a lo largo del DCA 2 y el tipo de comunidad ($\tau = 0,215$, $p < 0,01$, $n = 144$). Esto sugiere un gradiente fuertemente asociado con el año a lo largo del eje 1, aunque modificado por la influencia del tipo de comunidad, que parece ser más patente en el año más seco de los tres (Figura IV.8.1.1). Es a lo largo del eje 3 donde se detecta una correlación positiva, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos y la posición ($\tau = 0,520$, $p < 0,01$, $n = 144$).

Estos resultados sugieren que las condiciones ambientales, particulares de cada zona, determinadas por el tipo de comunidad (eutrofia–oligotrofia) y el año de muestreo (precipitación en primavera), influyen conjuntamente en la composición florística de la comunidad herbácea, y pueden tener un efecto incluso más fuerte que la posición que ocupa la comunidad herbácea respecto a la leñosa. En particular, la separación de los datos en tres grandes grupos en el primer plano factorial (ejes 1 y 2), correspondientes a los tres años de muestreo, justifica el análisis de estos tres grupos de datos por separado, para constatar dentro de cada uno el efecto del tipo de comunidad y de la posición sobre la composición florística.

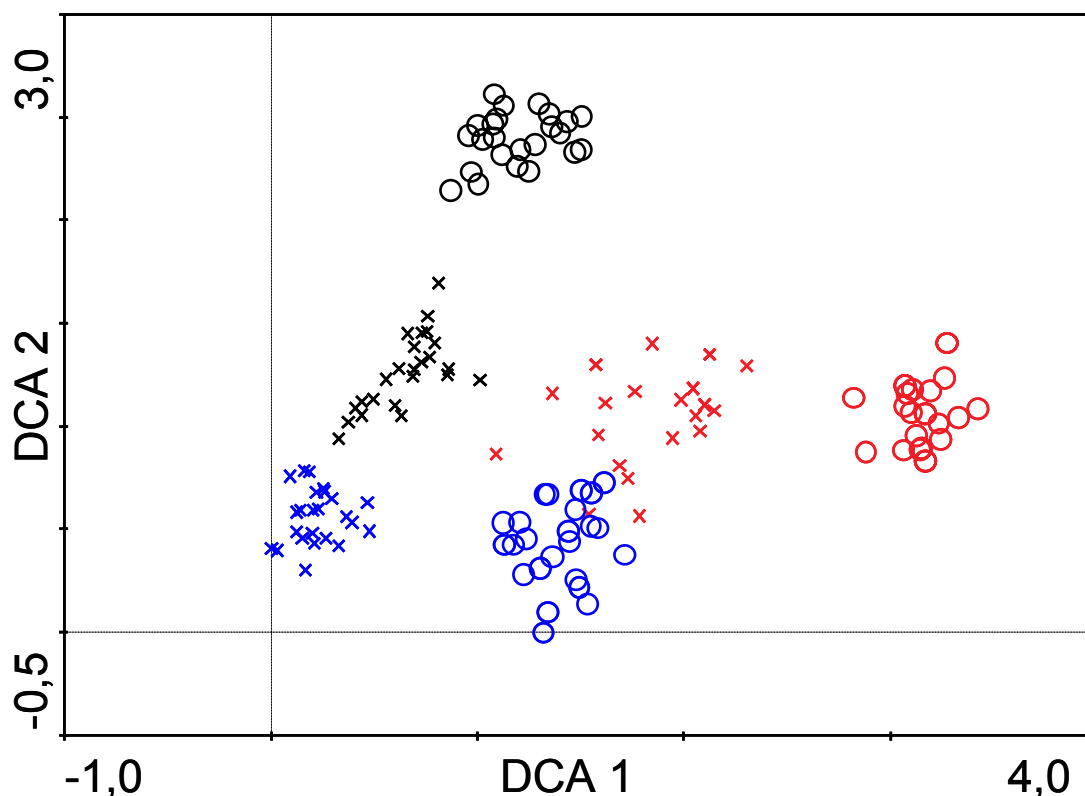


Figura IV.8.1.1. Ordenación DCA del total de los datos ($n = 144$; 3 años x 2 tipos de comunidades x 6 posiciones x 4 orientaciones) en el primer plano factorial. Azul = año húmedo, rojo = año seco, negro = año muy seco; x = tipo de comunidad oligotrófica, o = tipo de comunidad eutrófica.

IV.8.2. Influencia de las Condiciones Ambientales

a) Año húmedo

Los dos primeros ejes del DCA aplicado a los datos del año húmedo (Figura IV.8.2.1) explican el 66% de la variabilidad existente. El coeficiente de correlación de Kendall (τ) indica correlación positiva, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos a lo largo del DCA 1 y el tipo de comunidad ($\tau = 0,715$, $p < 0,01$, $n = 48$). Esto sugiere un gradiente fuertemente asociado con el tipo de comunidad a lo largo del eje 1 (Figura IV.8.2.1a), con las especies más abundantes (Figura IV.8.2.1b) o características del pasto eutrófico hacia la parte derecha del diagrama (por ejemplo, *Agrostis castellana*, *Andryala integrifolia*, *Anthemis arvensis*, *Anthoxantum aristatum*, *Bellardia trixago*, *Bromus rigidus*, *Chondrilla juncea*, *Corrigiola telephiifolia*, *Convolvulus arvensis*, *Cynodon dactylon*, *Hieracium castellanum*, *Holcus mollis*, *Plantago lanceolata*, *Trifolium scabrum*, *Vulpia myuros*, *Hypericum perforatum*) y las

más abundantes o características del pasto oligotrófico hacia el lado izquierdo (por ejemplo, *Corynephorus canescens*, *Eryngium tenue*, *Hypochoeris glabra*, *Logfia minima*, *Ornithopus pinnatus*, *Plantago bellardia*, *Sherardia arvensis*, *Trifolium subterraneum*, *Vulpia ciliata*). El coeficiente de correlación de Kendall (τ) indica también una correlación positiva, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos a lo largo del DCA 2 y la posición de la comunidad herbácea respecto a la leñosa ($\tau = 0,686$, $p < 0,01$, $n = 48$). Esto sugiere que existe un gradiente ortogonal asociado al eje 2, relacionado con la posición de la comunidad herbácea respecto a la leñosa, que va desde las especies más abundantes bajo la influencia de la misma (posiciones 1 y 2; *Bromus rigidus*, *Cytisus multiflorus*, *Holcus setiglumis*, *Hypericum perforatum*, *Lolium rigidum*, *Sanguisorba minor*, *Vulpia myuros*), hasta otras más abundantes fuera de su influencia (posición 6; *Anthyllis cornicina*, *Hieracium castellanum*, *Logfia minima*, *Trifolium arvense*, *Trifolium dubium*, *Trifolium scabrum*).

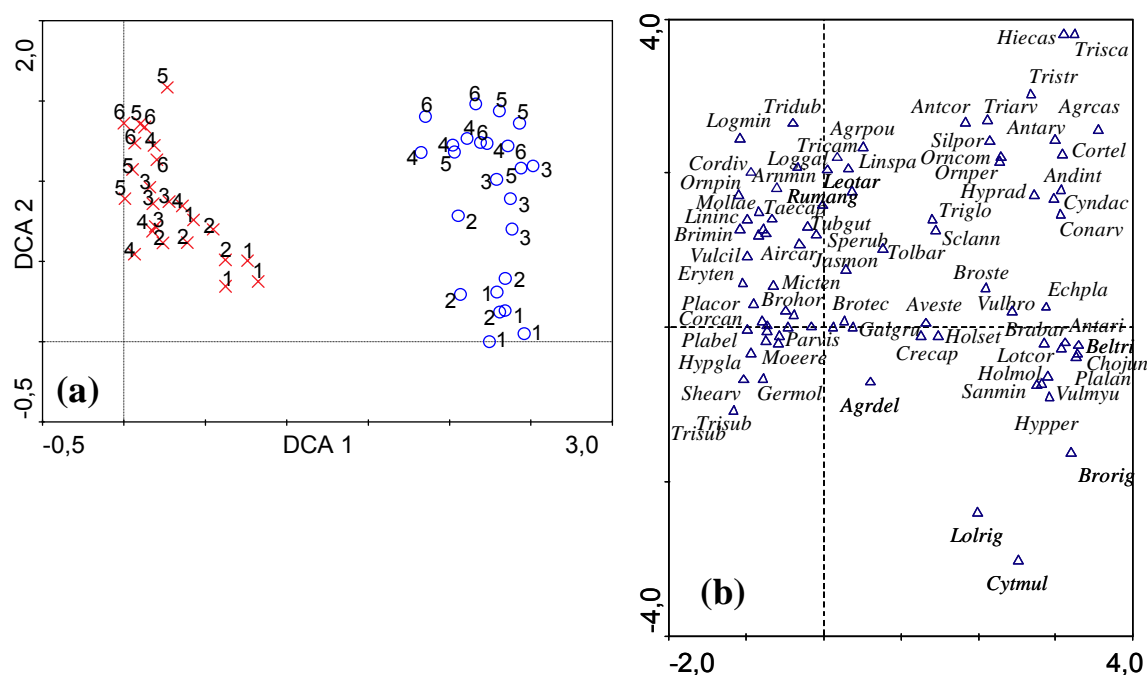


Figura IV.8.2.1. Ordenación DCA: (a) de los inventarios del año húmedo (x = comunidad oligotrófica, o = comunidad eutrófica), indicando su posición respecto a la leñosa; y (b) de las especies, identificadas con las tres primeras letras del nombre genérico y específico (para su identificación ver tabla IV.8.3.1). Las gráficas se presentan separadas por claridad.

b) Año seco

Los dos primeros ejes del DCA aplicado a los datos del año seco (Figura IV.8.2.2) explican el 75% de la variabilidad existente. El coeficiente de correlación de Kendall (τ) indica correlación positiva, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos a lo largo del DCA 1 y el tipo de comunidad ($\tau = 0,717$, $p < 0,01$, $n = 48$). Esto sugiere un gradiente fuertemente asociado con el tipo de comunidad a lo largo del eje 1 (Figura IV.8.2.2a), con las especies más abundantes (Figura IV.8.2.2b) en el pasto eutrófico hacia la parte derecha del diagrama (por ejemplo, *Bromus rigidus*, *Bromus sterilis*, *Bromus tectorum*, *Carthamus lanatus*, *Cynodon dactylon*, *Dactylis glomerata*, *Festuca rubra*, *Galium verum*, *Hieracium pilosella*, *Myosotis discolor*, *Plantago lanceolata*, *Raphanus raphanistrum*, *Silene scabriflora*, *Trifolium angustifolium*, *Trifolium dubium*, *Trifolium striatum*, *Trifolium subterraneum*, *Vicia lutea*); y las más abundantes en el pasto oligotrófico hacia el lado izquierdo (por ejemplo, *Aira caryophyllaea*, *Agrostis nebulosa*, *Carduus carpetanus*, *Centranthus calcitrapa*, *Corynephorus canescens*, *Evax carpetana*, *Hieracium castellanum*, *Holcus setiglumis*, *Hypericum perforatum*, *Jasione montana*, *Lavandula stoechas*, *Micropyrum tenellum*).

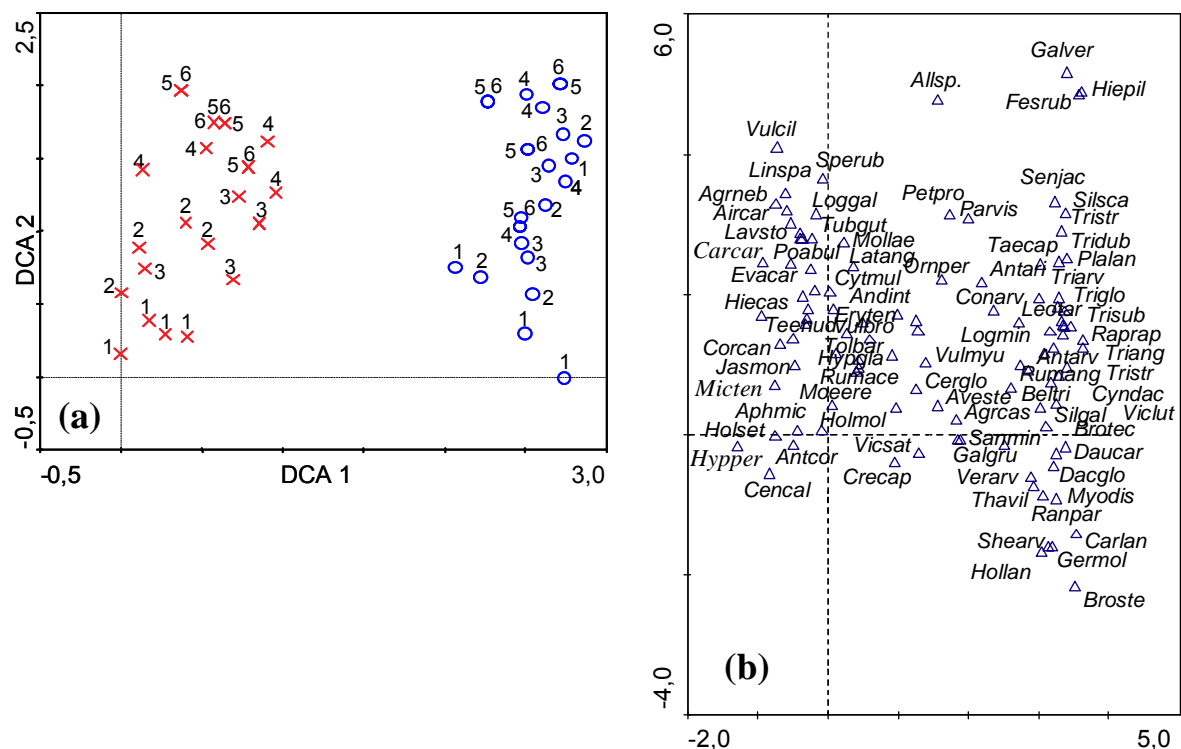


Figura IV.8.2.2. Ordenación DCA: (a) de los inventarios del año seco (x = comunidad oligotrófica, o = comunidad eutrófica), indicando su posición respecto a la leñosa; y (b) de las especies, identificadas con las tres primeras letras del nombre genérico y específico (para su identificación ver tabla IV.8.3.1). Las gráficas se presentan separadas por claridad.

El coeficiente de correlación de Kendall (τ) indica también una correlación positiva, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos a lo largo del DCA 2 y la posición de la comunidad herbácea respecto a la leñosa ($\tau = 0,519$, $p < 0,01$, $n = 48$). Esto sugiere que existe un gradiente ortogonal asociado al eje 2, relacionado con la posición de la comunidad herbácea respecto a la leñosa, que va desde las especies más abundantes bajo la influencia de la leñosa (posiciones 1 y 2; *Bromus sterilis*, *Carthamus lanatus*, *Geranium molle*, *Holcus lanatus*, *Myosotis discolor*, *Sherardia arvensis*), hasta otras más abundantes fuera de la influencia de la leñosa (posición 6; *Allium sp*, *Festuca rubra*, *Galium verum*, *Hieracium pilosella*, *Spergularia rubra*, *Vulpia ciliata*).

c) Año muy seco

Los dos primeros ejes del DCA aplicado a los datos del año muy seco (Figura IV.8.2.3) explican el 57% de la variabilidad existente. El coeficiente de correlación de Kendall (τ) indica correlación positiva, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos a lo largo del DCA 1 y el tipo de comunidad ($\tau = 0,715$, $p < 0,01$, $n = 48$). Esto sugiere un gradiente fuertemente asociado con el tipo de comunidad a lo largo del eje 1 (Figura IV.8.2.3a), con las especies más abundantes (Figura IV.8.2.3b) en el pasto eutrófico hacia la parte derecha del diagrama (por ejemplo: *Arrhenatherum elatius*, *Briza media*, *Cynodon dactylon*, *Cynosurus echinatus*, *Dactylis glomerata*, *Galium cruciata*, *Raphanus raphanistrum*, *Sherardia arvensis*, *Trifolium striatum*, *Vicia sativa*) y las más abundantes en el pasto oligotrófico hacia el lado izquierdo (por ejemplo: *Anthyllis cornicina*, *Parentucellia latiifolia*, *Rumex acetosella*, *Silene portensis*, *Spergularia rubra*, *Tolpis barbata*, *Tuberaria guttata*). El coeficiente de correlación de Kendall (τ) indica también correlación positiva, altamente significativa, entre las coordenadas de los puntos a lo largo del DCA 2 y la posición de la comunidad herbácea respecto a la leñosa ($\tau = 0,580$, $p < 0,01$, $n = 48$). Esto sugiere que existe un gradiente ortogonal asociado al eje 2, relacionado con la posición de la comunidad herbácea respecto a la leñosa, que va desde las especies más abundantes bajo la influencia de la leñosa (posiciones 1 y 2; *Arrhenatherum elatius*, *Avena sterilis*, *Cerastium diffusum*, *Crepis capillaris*, *Cynodon dactylon*, *Dactylis glomerata*, *Galium cruciata*, *Galium grupo parisiense*, *Holcus lanatus*, *Holcus setiglumis*, *Raphanus raphanistrum*, *Verónica arvensis*, *Viola kitalbeliana*), hasta otras más abundantes fuera de la influencia de la leñosa (posición 6; *Anthyllis cornicina*, *Cynosurus echinatus*, *Ornithopus perpusillus*,

Ornithopus pinnatus, *Sherardia arvensis*, *Silene Portensis*, *Trifolium striatum*, *Trifolium subterraneum*, *Vicia sativa*).

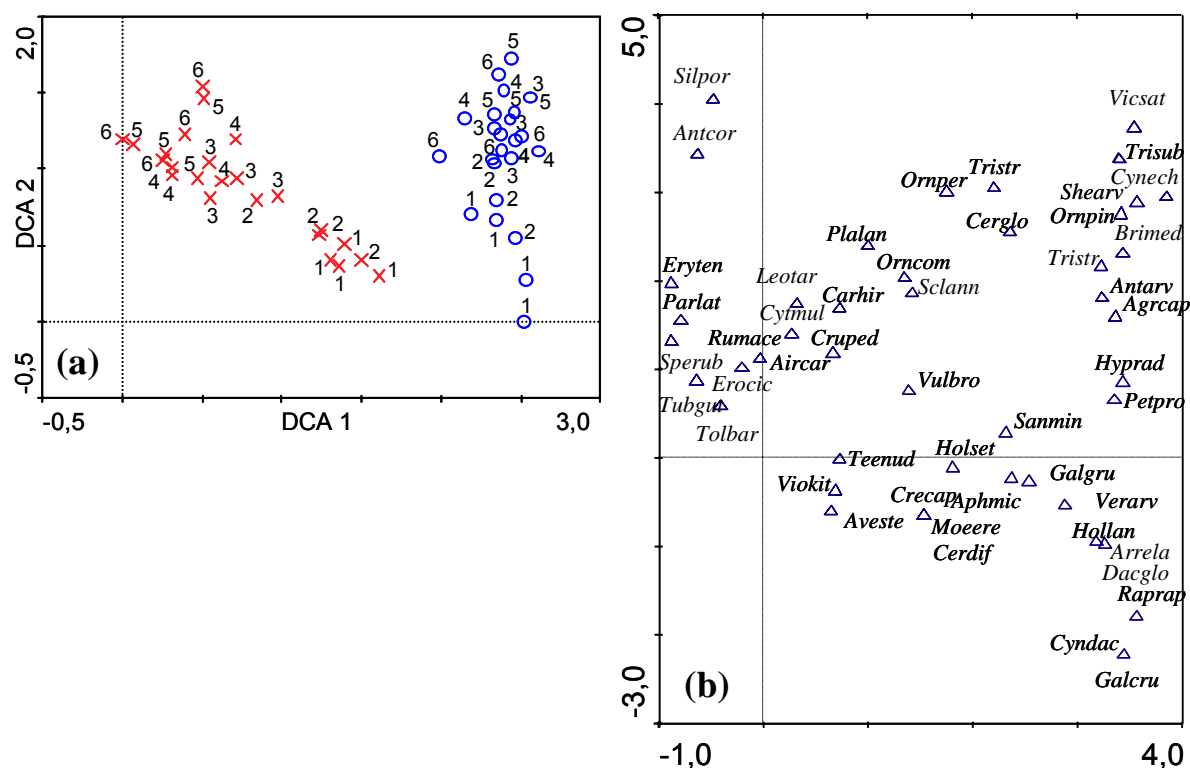


Figura IV.8.2.3. Ordenación DCA: (a) de los inventarios del año muy seco (x = comunidad oligotrófica, o = comunidad eutrófica), indicando su posición respecto a la leñosas; y (b) de las especies, identificadas con las tres primeras letras del nombre genérico y específico (para su identificación ver tabla IV.8.3.1). Las gráficas se presentan separadas por claridad.

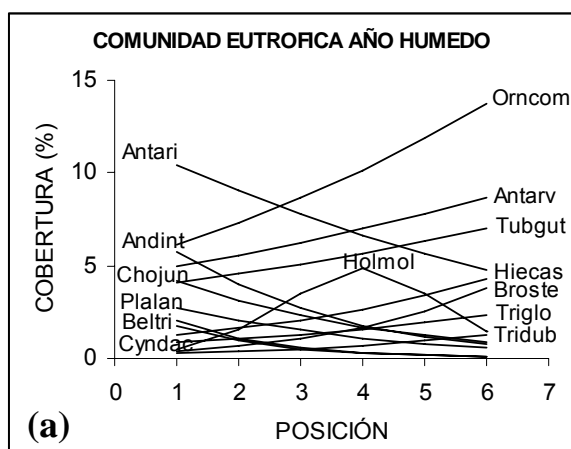
IV.8.3. Respuesta Individual de las Especies (Modelos de HOF).

La respuesta individual de las especies aparece detallada en la tabla IV.8.3.1, que aparece al final del capítulo.

a) Año húmedo

La respuesta de las especies a lo largo del gradiente generado por la leñosa, desde las posiciones bajo la planta de matorral a los espacios abiertos, nos permite agruparlas en cuatro grupos en el caso del pasto eutrófico, el año húmedo (Figura IV. 8.3.1a). El primer grupo está integrado por 19 especies, cuya abundancia (% de cobertura) no parece verse afectada por la posición respecto de la leñosa, que siguen el modelo I de HOF y no aparecen representadas en la figura IV.8.3.1a. Entre ellas

predominan gramíneas (*Agrostis castellana*, *Holcus setiglumis*, *Vulpia bromoides*, *Vulpia myurus*), leguminosas (*Lotus corniculatus*, *Ornithopus perspicillius*, *Trifolium arvense*, *Trifolium striatum*) y compuestas (*Crepis capillaris*, *Hypochoeris radicata*, *Leontodon taraxacoides*, *Tolpis barbata*), pero también aparecen otras especies pertenecientes a familias diversas: *Brassica barrelieri* (crucífera); *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae); *Corrigiola telephiifolia* y *Silene portensis* (cariofiláceas); *Galium grupo parisiense* (rubiacea); *Jasione montana* (campanulacea); *Rumex angiocarpus* (polygonacea) (Tabla IV.8.3.1). De todas ellas la más abundante es *Vulpia bromoides* que representa el 20% de la cobertura total, seguida de *Vulpia myurus* (10%), *Agrostis castellana* (8%), *Holcus setiglumis* (8%), *Crepis capillaris* (8%) y *Tolpis barbata* (5%); el resto muestran coberturas inferiores al 5%. El 68% de las especies de este grupo presentan corta vida (anuales y alguna bienal), son en su mayoría pterófitos con hojas glabras (63%), que suelen establecerse tanto en hábitats húmedos como secos y con formas de crecimiento variadas desde en todas direcciones o vertical como horizontal o en roseta.



(b)

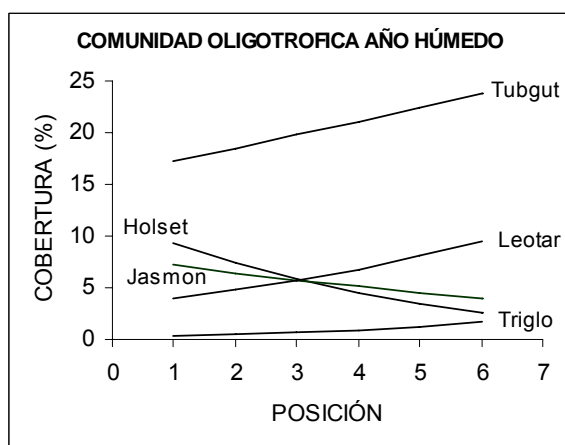


Figura IV.8.3.1. Modelos de HOF de las especies más comunes, en relación a la posición respecto de la leñosa, para los pastos eutrófico y oligotrófico en el año húmedo. Para la identificación de las especies ver tabla IV.8.3.1.

El segundo grupo incluye 6 especies que muestran el modelo II de HOF con tendencia decreciente, es decir con la mayor cobertura bajo la influencia de la leñosa y menor en los espacios abiertos. Entre estas especies se incluyen las gramíneas *Anthoxantum aristatum* y *Cynodon dactylon*, las compuestas *Andryala integrifolia*, *Chondrilla juncea*, la plantaginácea *Plantago lanceolata* y la scrofulariacea *Bellardia trixago*. En su mayoría estas especies son hemicriptófitos perennes, con hojas glabras y con crecimiento preferentemente en todas direcciones o vertical. Parece que el matorral tiene un efecto positivo sobre la cobertura de estas especies.

El tercer grupo incluye 7 especies que muestran el modelo II de HOF con tendencia creciente, es decir con menor cobertura bajo la influencia de la leñosa y mayor en los espacios abiertos. Entre estas especies se incluyen las leguminosas *Ornithopus compressus*, *Trifolium dubium* y *Trifolium glomeratum*, las compuestas *Anthemis arvensis*, *Hieracium castellanum*, la gramínea *Bromus sterilis* y la cistácea *Tuberaria guttata*. Todas estas especies son pterófitos, es su mayoría con hojas glabras (4 especies). Además, tienen una forma de crecimiento preferentemente en todas direcciones y se establecen mejor en hábitats secos o indiferentes.

El grupo 4 (modelo IV de HOF) está representado únicamente por la gramínea *Holcus mollis*, que muestra una respuesta más o menos simétrica con un valor máximo de cobertura en el borde de la zona de influencia de la leñosa (posición 4; ver Figura IV.8.3.1a). Se trata de un hemicroptófito, que se adapta bien tanto a hábitats secos como a húmedos, además sus hojas pueden ser pelosas o glabras y crece en todas las direcciones.

A diferencia de lo encontrado en el pasto eutrófico, en el pasto oligotrófico ninguna especie muestra respuesta unimodal (modelo IV de HOF). El resto de las especies se pueden clasificar en los otros tres grupos (Figura IV.8.3.1b), aunque algunas de ellas muestran respuesta totalmente diferente en función del tipo de pasto. El primer grupo (modelo I de HOF) está integrado por 29 especies, de las cuales nueve mostraban la misma respuesta en el pasto eutrófico (*Crepis capillaris*, *Galium grupo parisiense*, *Hipochoeris radicata*, *Ornithopus perpusillus*, *Rumex angiocarpus*, *Tolpis barbata*,

Trifolium arvense, *Vulpia bromoides*, *Vulpia myurus*), y cuatro (*Anthemis arvensis*, *Bromus sterilis*, *Ornithopus compressus* y *Trifolium dubium*) que en el pasto eutrófico mostraban modelo II de HOF con tendencia creciente. Entre ellas predominan gramíneas (*Agrostis delicatula*, *Aira caryophylla*, *Bromus hordaceus*, *Bromus sterilis*, *Bromus tectorum*, *Corynephorus canescens*, *Corynephorus divarucatus*, *Micropyrum tenellum*, *Molineriella lavéis*, *Vulpia bromoides*, *Vulpia ciliata*, *Vulpia myuros*), compuestas (*Anthemis arvensis*, *Crepis capillaris*, *Evax carpetaza*, *Hypochoeris radicata*, *Logfia gallica*, *Tolpis barbata*) y leguminosas (*Ornithopus perpusillus*, *Ornithopus compressus*, *Trifolium arvense*, *Trifolium campestre*, *Trifolium dubium*), pero también aparecen otras especies pertenecientes a familias diversas: *Aphanes microcarpa* (rosacea), *Cerastium glomeatum* (Cariofilácea), *Galium grupo parisiense* (rubiácea), *Juncus capitatus* (juncácea), *Rumex angiocarpus* (poligonácea), *Veronica arvensis* (scrofulariácea) (Tabla IV.8.1). De todas ellas las únicas con cobertura por encima del 5% son: *Tolpis barbata* y *Corynephorus canescens*; cada una representa el 7% de la cobertura total. El 83 % de las especies de este grupo son pterófitos, con un crecimiento vertical o en todas direcciones y escaso crecimiento en roseta. Las hojas son tanto glabras como pilosas, y prefieren hábitats secos o son indiferentes al hábitat.

El segundo grupo (modelo II de HOF con tendencia decreciente) incluye 2 especies de pterófitos, concretamente la gramínea *Holcus setiglumis* y la campanulácea *Jasione montana*, que mostraban modelo I en el pasto eutrófico (Figura IV.8.3.1a). Por lo que parece que ambas especies se ven facilitadas por la leñosa cuando aumenta el estrés ambiental (pasto oligotrófico).

El tercer grupo (modelo II de HOF con tendencia creciente) incluye 3 especies de pterófitos, dos de las cuales (la leguminosa *Trifolium glomeratum* y de la cistácea *Tuberaria guttata*) mostraban el mismo patrón en el pasto eutrófico, y la tercera (la compuesta *Leontodon taraxacoides*) que, sin embargo, seguía el modelo I en el pasto eutrófico. Parece, por tanto, que la compuesta *Leontodon taraxacoides* se ve favorecida en los ambientes más expuestos cuando las condiciones de estrés ambiental aumentan (pasto oligotrófico) (Figura IV.8.3.1b). Las especies que conforman este grupo presentan forma de crecimiento en roseta y prefieren hábitats secos.

b) Año seco

En el año seco, la respuesta de las especies a lo largo del gradiente generado por la leñosa, nos permite agruparlas en tres grupos en el caso del pasto eutrófico (Figura IV.8.3.2a) y en cuatro en el caso del pasto oligotrófico (Figura IV.8.3.2b), al contrario de lo que sucedía el año húmedo.

Ninguna especie del pasto eutrófico muestra respuesta unimodal (modelo IV de HOF). El resto de las especies se pueden clasificar en los otros tres grupos (Figura IV.8.3.2a), aunque algunas de ellas muestran respuesta totalmente diferente en comparación con el año húmedo. El primer grupo está compuesto por 35 especies que siguen el modelo I de HOF por lo que su abundancia no parece verse influida por su posición respecto a la leñosa. Estas especies no se representan en el figura IV.8.3.2a. Dentro de este grupo se incluyen siete gramíneas, ocho leguminosas, siete compuestas y trece especies pertenecientes a familias variadas. Once de las especies de este grupo presentaban el mismo modelo I de HOF en el pasto eutrófico el año húmedo (*Convulvulus arvensis*, *Crepis capillaris*, *Galium grupo parisiense*, *Hypochoeris radicata*, *Leontodon taraxacoides*, *Ornithopus perpusillus*, *Rumex angiocarpus*, *Tolpis barbata*, *Trifolium arvense*, *Vulpia bromoides*, *Vulpia myurus*) y una especie en el pasto oligotrófico el año húmedo (*Trifolium campestre*). Tres especies presentaban modelo II con tendencia decreciente (*Anthoxantum aristatum*, *Bellardia trixago*, *Plantago lanceolata*), otras tres modelo II con tendencia creciente (*Anthemis arvensis*, *Trifolium dubium*, *Trifolium glomeratum*) y una modelo IV (*Hocus mollis*) en el pasto eutrófico el año húmedo (Tabla IV.8.3.1). El resto de las especies de este grupo no aparecían modeladas para el año húmedo (*Avena sterilis*, *Chamaemelum mixtum*, *Dactylis glomerata*, *Erodium ciconium*, *Hypochoeris glabra*, *Linum bienne*, *Muscari comosum*, *Rumex acetosella*, *Silene gallica*, *Silene scabriflora*, *Spergularia pentandra*, *Taeniatherum caput-medusae*, *Thapsia villosa*, *Trifolium angustifolium*, *Vicia lutea*, *Vicia sativa*). De este grupo la más abundante es *Ornithopus perpusillus*, que representa el 23% de la cobertura total, seguida de *Anthemis arvensis* (13%), *Trifolium glomeratum* (12%), *Thapsia villosa* (7%), *Dactylis glomerata* (6%); el resto muestran cobertura inferiores al 5%. El 66 % de estas especies tienen un ciclo de vida anual, son pterófitos con predominio de hojas glabras (aunque aumenta el número de especies con hojas pelosas respecto al año húmedo), con crecimiento preferentemente en todas las direcciones o vertical y que prefieren hábitats secos o bien son indiferentes al hábitat.

El grupo 2 (HOF model II tendencia decreciente) esta compuesto por tres especies no modeladas para el año húmedo. Concretamente, incluye una gramínea anual (*Bromus hordeaceus*) y dos hemicriptófitos: la umbelífera *Daucus carota* y la rosácea *Sanguisorba minor*, que parecen verse favorecidas por la proximidad a la leñosa (Figura IV.8.3.2a). Son especies con hojas preferentemente glabras, con crecimiento en todas las direcciones (salvo la rosácea) y características de ambientes con cierta humedad.

El tercer grupo (HOF model II tendencia creciente) incluye también tres especies: una gramínea perenne (*Agrostis castellana*), que mostraba modelo I de HOF en el pasto eutrófico el año húmedo, y dos leguminosas anuales no modeladas para el año húmedo (*Trifolium striatum*, y *Trifolium subterraneum*), que presentan mayor cobertura a medida que aumenta la distancia a la leñosa, evidenciando una preferencia por ambientes más secos, por lo que disponen de pelosidad en las hojas (Figura IV.8.3.2a).

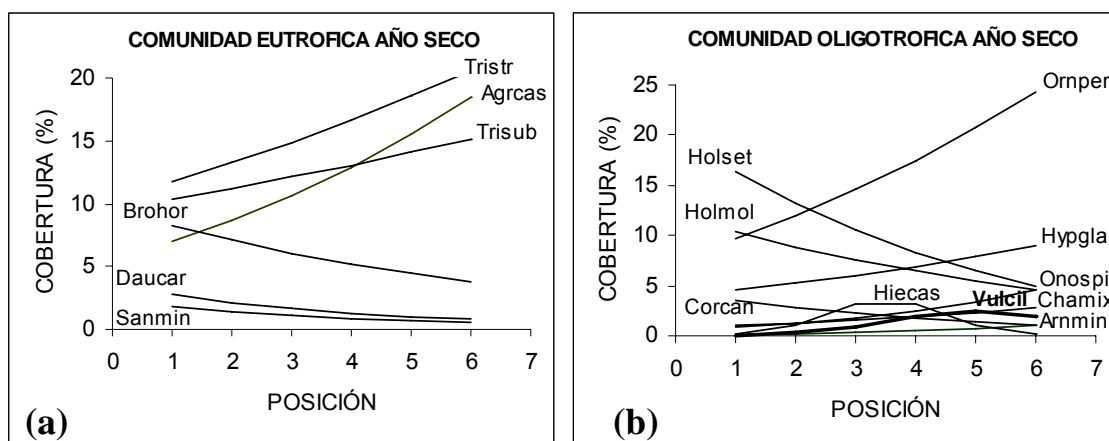


Figura IV.8.3.2. Modelos de HOF de las especies más comunes, en relación a la posición respecto de la leñosa, para los pastos eutrófico y oligotrófico en el año seco. Para la identificación de las especies ver tabla IV.8.3.1.

A diferencia de lo observado en el pasto eutrófico del año seco, en el pasto oligotrófico sí aparecen especies con respuesta unimodal (modelo IV de HOF), por lo que las especies pueden clasificarse en cuatro grupos (Figura IV.8.3.2b). El primer grupo (modelo I de HOF; no efecto aparente de la leñosa) incluye 30 especies, diez de las cuales mostraban la misma respuesta en el pasto eutrófico (*Convolvulus arvensis*, *Crepis capillaris*, *Hipochoeris radicata*, *Leontodon taraxacoides*, *Rumex acetocella*, *Rumex angiocarpus*, *Spergula pentandra*, *Tolpis barbata*, *Vulpia bromoides*, *Vulpia*

myurus) y dos especies que en el pasto eutrófico seguían el modelo II, bien con tendencia creciente (*Agrostis castellana*) o bien con tendencia decreciente (*Sanguisorba minor*). Las diecinueve restantes (*Aira caryophylla*, *Andryala integrifolia*, *Cerastium glomeratum*, *Chondrilla juncea*, *Crassula tillada*, *Eryngium tenue*, *Evax carpetana*, *Hispidella hispanica*, *Jasione montana*, *Juncus bufonius*, *Lavandula stoechas*, *Linaria incarnata*, *Moenchia erecta*, *Molineriella laevis*, *Poa bulbosa*, *Scleranthus annuus*, *Teesdalia nudicaulis*, *Tuberaria gutata*) no fueron modeladas para el pasto eutrófico del año seco, aunque algunas de ellas muestran otras respuestas en el año húmedo. Las familias mejor representadas son las compuestas (8 especies) y las gramíneas (6 especies); el resto de especies se reparten entre una amplia variedad de familias, con predominio de cariofiláceas, convolvuláceas y poligonáceas representadas las tres por dos especies. Conviene destacar la ausencia de leguminosas siguiendo este modelo en el pasto oligotrófico (Tabla IV.8.3.1). De todas ellas las únicas con cobertura por encima del 5% son: *Vulpia bromoides* (7%) y *Agrostis castellana* (6%). El 64 % de las especies de este grupo son pterófitos, el resto hemicriptófitos, que tiene en común la ausencia de pelos en sus hojas, un crecimiento preferentemente de tipo vertical o en todas direcciones, y prefieren hábitats secos.

El segundo grupo (modelo II de HOF con tendencia decreciente) incluye sólo gramíneas (Figura IV.8.3.2b), una anual (*Holcus setiglumis*), no modelada para el pasto eutrófico del año seco, que seguía el modelo I en el pasto eutrófico el año húmedo y el modelo II decreciente en el pasto oligotrófico el año húmedo, y dos hemicriptófitos (*Corynephorus canescens*, *Holcus mollis*), el primero no modelado para el pasto eutrófico del año seco, y el segundo que seguía modelo I en el pasto eutrófico. En general, presentan crecimiento preferentemente vertical, con pilosidad en las hojas y son indiferentes al hábitat.

El tercer grupo (modelo II de HOF con tendencia creciente) incluye 5 especies (2 leguminosas y 3 compuestas), tres de las cuales mostraban el modelo I en el tipo de comunidad eutrófico (*Chamaemelum mixtum*, *Hypochoeris glabra*, *Ornithopus perpusillus*). Las otras dos (*Arnoseris minima*, *Ononis spinosa*) no modeladas hasta el momento. La abundancia de todas ellas parece verse afectada negativamente por la proximidad a la leñosa. Se trata de pterófitos, a excepción de la leñosa *Ononis spinosa*, con hojas pilosas mayoritariamente y forma de crecimiento en roseta o en todas las direcciones. Además son especies que se establecen mejor en ambientes secos.

El grupo 4 (modelo IV de HOF) se ve representado por una gramínea anual (*Vulpia ciliata*) y una de compuesta perenne (*Hieracium castellanum*), que prefieren ambientes secos. La primera especie mostraba modelo I en el pasto oligotrófico del año húmedo, mientras que ahora alcanza su máxima abundancia fuera de la influencia de la leñosa (posiciones 5 y 6) (Figura IV.8.3.2b). La segunda especie seguía el modelo II decreciente en el pasto eutrófico del año húmedo, mientras que ahora alcanza su máxima abundancia en la zona de borde (posiciones 3 y 4).

c) Año Muy Seco

Para el tipo de comunidad eutrófica en el año muy seco, al igual que sucedía en el año seco, la respuesta de las especies a lo largo del gradiente generado por la leñosa, nos permite agruparlas en 3 grupos, pues ninguna especie muestra respuesta unimodal (modelo IV de HOF). El grupo 1 (HOF modelo I) está representado por algunas especies no modeladas en los dos años anteriores (*Briza media*, *Ornithopus pinnatus*, *Petrorhagia prolifera*, *Plantago lanceolata* y *Teesdalia nudicaulis*), junto con otras que presentaban la misma respuesta en el año seco (*Crepis capillaris* en ambos tipos de pasto, *Anthemis arvensis* y *Galium grupo parisiense* en el pasto eutrófico y *Cerastium glomeratum* y *Scleranthus annuus* en el oligotrófico), y otras dos que presentaban una respuesta diferente el año seco (*Holcus setiglumis* y *Trifolium subterraneum*; ambas con modelo II, decreciente y creciente, respectivamente, en el pasto oligotrófico y eutrófico, respectivamente) (Tabla IV.8.3.1). De todas ellas las que muestran coberturas por encima del 5% son: *Ornithopus pinnatus* y *Holcus setiglumis*, que representan el 9 y 5% de la cobertura total, respectivamente. Diez de las 12 especies (el 83%) que integran este grupo son pterófitos, preferentemente con hojas glabras y con forma de crecimiento tanto vertical o en todas direcciones; además prefieren ambientes secos o son indiferentes al hábitat.

El segundo grupo incluye 5 especies que muestran el modelo II de HOF con tendencia decreciente (Figura IV.8.3.3a), es decir con la mayor cobertura bajo la influencia de la leñosa y menor en las posiciones más alejadas del centro de *Cytisus multiflorus*. Entre estas especies se incluyen las gramíneas *Cynodon dactylon*, *Holcus lanatus*, *Vulpia bromoides*, la compuesta *Hypochoeris radicata*, y la rosacea *Aphanes microcarpa*. No parece observarse una pauta común entre ellas en cuanto a su forma de vida (tres de ellas son pterófitos y dos hemicriptófitos), pilosidad en las hojas (tres son

glabras y 2 pilosas) o forma de crecimiento, pero comparten la preferencia por ambientes húmedos o bien son indiferentes al hábitat.

El tercer grupo (modelo II de HOF con tendencia creciente) está integrado por una de leguminosa anual (*Ornithopus perspusillus*), y una compuesta perenne (*Leontodon taraxaocides*) que presentan mayor cobertura a medida que aumenta la distancia al centro de la leñosa (Figura IV.8.3.3a). Ambas especies comparten la presencia de pilosidad en sus hojas.

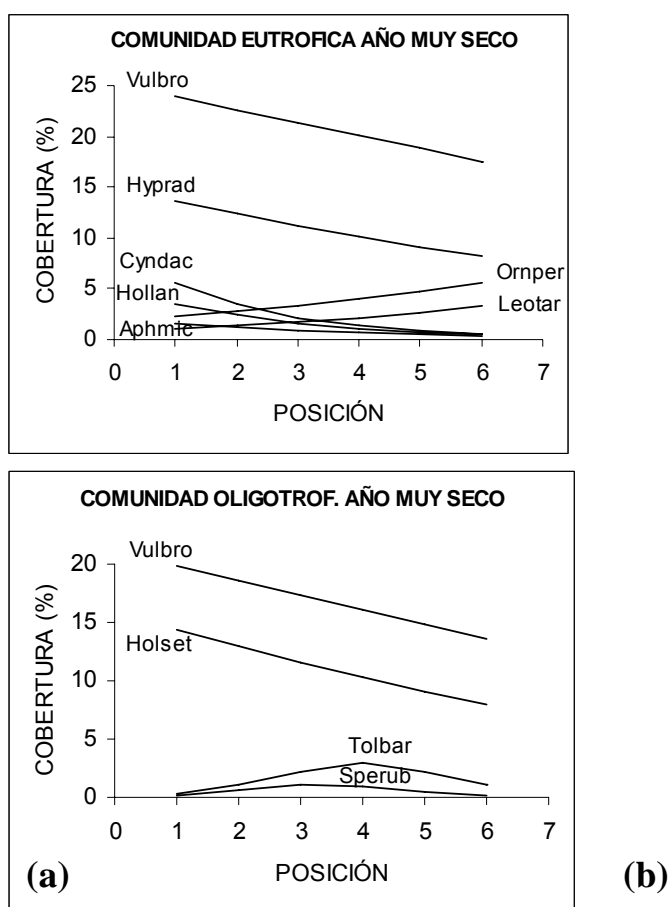


Figura IV.8.3.3. Modelos de HOF de las especies más comunes, en relación a la posición respecto de la leñosa, para los pastos eutrófico y oligotrófico en el año muy seco. Para la identificación de las especies ver tabla IV.8.3.1.

A diferencia de lo encontrado en el pasto eutrófico, en el pasto oligotrófico (Figura IV.8.3.3b) sí hay especies que muestran respuesta unimodal (modelo IV de HOF), pero ninguna sigue el modelo II de HOF con tendencia creciente. Por tanto en el tipo de comunidad oligotrófica las especies se distribuyen entre los grupos 1, 2 y 4. El

grupo 1 (modelo I de HOF) incluye 14 especies, ninguna de ellas gramínea, de las cuales 7 mostraban la misma respuesta en el pasto eutrófico ese mismo año (*Cerastium glomeratum*, *Crepis capillaris*, *Galium grupo parisiense*, *Plantago lanceolata*, *Scleranthus annuus*, *Teesdalia nudicaulis*, *Veronica arvensis*), tres que mostraban la misma tendencia en el año seco (*Erodium ciconium*, *Rumex acetosella*, *Tuberaria guttata*), otras tres que en el pasto eutrófico ese mismo año, mostraban un modelo II de HOF con tendencia creciente (*Aphanes microcarpa*, *Leontodon taraxacoides*, *Ornithopus perpusillus*) y, finalmente, una escrofulariácea no modelada en los años anteriores (*Parentucellia latifolia*). Las especies más abundantes de este grupo son: *Tuberaria guttata* y *Leontodon taraxacoides*, que representan el 11 y 5% de la cobertura total, respectivamente; el resto muestran coberturas inferiores al 3%. El 86 % de las especies de este grupo son pterófitos, con hojas tanto glabras como pelosas, crecimiento preferentemente en todas las direcciones o vertical y que prefieren ambientes secos o bien son indiferentes al hábitat.

El grupo 2 (modelo II de HOF con tendencia decreciente) incluye dos gramíneas anuales: *Vulpia bromoides* que presentaba el mismo tipo de respuesta en el pasto eutrófico y *Holcus setiglumis* que presentaba una respuesta modelo I en el pasto eutrófico (Figura IV.8.3.3b). Ambas especies presentan crecimiento vertical y son indiferentes al hábitat.

El grupo 4 (modelo IV de HOF) incluye también dos pterófitos: la cariofilácea *Spergularia rubra* no modelada hasta el momento y la compuesta *Tolpis barbata* que siempre presenta modelo I en todas las situaciones en la que se ha modelado. Ambas presentan su máxima abundancia en la zona de borde, respectivamente en las posiciones 3 y 4 (Figura IV.8.3.3b). Ambas prefieren ambientes secos.

Tabla IV.8.3.1. Familia, ciclo de vida, tipo de hoja, forma de crecimiento, forma de vida de Raunkiaer, tipo de hábitat y patrón de respuesta, en relación a la posición respecto de la leñosa, de las principales especies que aparecen en las diferentes combinaciones de tipo de comunidad (E: eutrófica y O: oligotrófica) y año (H: húmedo, S: seco y MS: muy seco).

								Patrón de respuesta					
Código	Nombre de las especies	Familia	Ciclo vida	Tipo hoja	Forma crecto	Forma vida	Tipo hábitat	E H	E S	E MS	O H	O S	O MS
Agrcap	<i>Agrostis capillaris</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ^{1,4}	P ^{6,4}	H ^{1,2,6}	H ⁸	I ^{6,5}						
Agrcas	<i>Agrostis castellana</i> Boiss. & Reut. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ^{1,4}	P ^{1,4,6}	V ^{2,6}	H ⁸	I ^{2,5,6}	I	II ↑			I	
Allsp.	<i>Agrostis delicatula</i> Pourret ex Lapeyr. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ¹	G ^{1,7}	TD ⁶	H ⁸	S ^{1,2,6}				I		
Agrdel	<i>Agrostis nebulosa</i> Boiss. & Reut. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ^{1,7}	G ⁶	TD ^{2,6}	T ⁸	S ^{1,2,5,6,7}						
Agrneb	<i>Agrostis pourretii</i> Willd. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ^{1,6}	TD ^{1,6}	T ⁸	H ^{1,6}						
Agrpou	<i>Aira caryophyllea</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ¹	V ^{1,4,6}	T ⁸	I ⁶				I	I	
Airpra	<i>Allium</i> sp. ^{1,2}	O ^{1,2}	P ¹	G ¹	V ^{1,2}	G ⁸	H ^{1,2}						
Andint	<i>Andryala integrifolia</i> L. ^{1,2}	C ^{1,2}	AP ¹	P ^{1,2,7}	TD ^{1,2}	H ⁸	S ^{1,5,7}	II ↓				I	
Antarv	<i>Anthemis arvensis</i> L. ^{1,2}	C ^{1,2}	AB ¹	G ^{1,7}	TD ^{1,2}	T ⁸	S ^{2,5}	II ↑	I	I	I		
Antari	<i>Anthoxantum aristatum</i> Boiss. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ^{1,4}	G ^{1,6,7}	V ^{1,2,6,7}	T ⁸	I ^{1,5,6,7}	II ↓	I				
Antcor	<i>Anthyllis cornicina</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ¹	P ^{1,3,7}	TD ^{1,3,7}	T ⁸	S ^{2,3}						
Aphmic	<i>Aphanes microcarpa</i> (Boiss. & Reut.) Rothm. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ^{1,7}	TD ^{1,3,7}	T ⁸	I ^{1,2,3,7}			II ↓	I		I
Arnmin	<i>Arnoseris minima</i> (L.) Schwei. & Koe ^{1,2}	C ^{1,2}	A ⁴	G ^{1,7}	R ^{2,4}	T ⁸	S ^{1,2,5,7}					II ↑	
Arrela	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Beauv. ex J. & C. Presl. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ⁴	G ^{1,6}	V ⁶	H ⁸	H ^{1,2,6,7}						
Aveste	<i>Avena sterilis</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ^{1,6}	V ⁶	T ⁸	S ^{1,2,5,6}		I				
Beltri	<i>Bellardia trixago</i> (L.) All. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ^{1,6}	V ^{1,7}	T ⁸	I ^{1,2,5,7}	II ↓	I				
Bispiel	<i>Biserrula pelecinus</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ¹⁴	G ^{1,3,4}	TD ^{3,4}	T ⁸	I ^{3,5,7}						
Brabar	<i>Brassica barrelieri</i> (L.) Janka ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ^{1,3}	R ^{3,7}	T ⁸	S ^{1,2,3,7}	I					
Brimed	<i>Briza media</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ^{1,4}	G ^{1,4,6}	V ^{1,6}	H ⁸	H ^{1,2,5,6,7}			I			
Brimin	<i>Briza minor</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹⁴	G ^{1,4,6}	V ^{1,6}	T ⁸	H ^{1,2,5,6,7}						
Brohor	<i>Bromus hordeaceus</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ^{1,6,7}	TD ^{1,2,6,7}	T ⁸	S ^{2,5,6}		II ↓		I		
Brorig	<i>Bromus rigidus</i> Roth ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	P ^{1,6,7}	V ^{1,2,6}	T ⁸	S ^{2,5,6}						

Broste	<i>Bromus sterilis</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	P ^{1,6,7}	V ^{1,6,7}	T ⁸	S ^{2,5,6}	II↑			I		
Brotec	<i>Bromus tectorum</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	P ^{1,6,7}	TD ^{1,6}	T ⁸	S ^{2,5,6}				I		
Carhir	<i>Cardamine hirsuta</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	AB ¹	P ^{1,6,7}	R ²	T ⁸	H ^{1,2}						
Carcar	<i>Carduus carpetanus</i> Boiss. & Reut. ^{1,2}	C ^{1,2}	P ¹	P ^{1,2,7}	V ²	H ⁸	S ^{1,2,4,5,7}						
Carlan	<i>Carthamus lanatus</i> L. ^{1,2}	C ^{1,2}	A ¹	P ^{1,2,7}	V ²	T ⁸	S ^{2,5,7}						
Cencal	<i>Centranthus calcitrapa</i> (L.) Dufresne ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ^{1,6}	TD ^{1,2}	T ⁸	S ^{1,2,4,5,7}						
Cerdif	<i>Cerastium diffusum</i> Pers ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ^{1,6}	V ^{1,2}	T ⁸	S ^{2,3,5}						
Cerglo	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ^{1,5}	P ^{1,2,3,7}	V ^{2,3}	T ⁸	I ^{2,3,5}			I	I	I	I
Chamix	<i>Chamaemelum mixtum</i> (L.) All. ^{1,2}	C ^{1,2}	A ¹	G ^{1,2,7}	TD ^{1,2,7}	T ⁸	S ^{1,2,5,7}		I			II↑	
Chojun	<i>Chondrilla juncea</i> L. ^{1,2}	C ^{1,2}	BP ¹	G ^{1,7}	TD ^{1,7}	H ⁸	S ^{1,2,5}	II↓				I	
Conarv	<i>Convolvulus arvensis</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	P ¹	G-P ¹	H ^{1,2,7}	H ⁸	H ^{1,2,5,7}	I	I			I	
Cortel	<i>Corrigiola telephiifolia</i> Pourret ^{1,2}	O ^{1,2}	P ^{1,4,7}	G ^{1,2,4}	H ^{1,3,7}	H ⁸	S ^{1,2,5,7}	I					
Corcan	<i>Corynephorus canescens</i> (L.) Beauv. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ^{1,7}	P ^{1,6}	V ^{1,6}	H ⁸	S ^{1,2,5,6}				I	II↓	
Cordiv	<i>Corynephorus divaricatus</i> (Pourret) Breistr. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ^{1,6,2}	V ^{2,6}	T ⁸	S ⁶				I		
Cratil	<i>Crassula tillaea</i> Lester-Garl. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ⁴	G ^{2,3,4}	TD ^{1,2,3,7}	T ⁸	S ^{2,3,5}					I	
Crecap	<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr. ^{1,2}	C ^{1,2}	AB ¹	G ^{1,2,7}	TD ^{1,7}	T ⁸	H ^{2,5,7}	I	I	I	I	I	I
Cruped	<i>Cruciata pedemontana</i> (Bellardi) Ehrend. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ^{1,7}	G ^{1,7}	TD ¹	T ⁸	I ^{1,2,7}						
Cyndac	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ¹	G ^{1,6,7}	H ^{1,2,6,7}	H ⁸	H ^{2,5,6,7}	II↓		II↓			
Cynech	<i>Cynosurus echinatus</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ^{1,5}	V ^{2,6}	T ⁸	I ^{1,2,5,6,7}						
Cytmul	<i>Cytisus multiflorus</i> (L'Hér.) Sweet ^{1,2}	L ^{1,2}	P ^{1,4}	G ^{1,3,4,7}	TD ^{1,2,7,9}	F ⁸	I ^{1,2,3,7,9}						
Dacglo	<i>Dactylis glomerata</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ^{1,2}	G ^{1,6}	TD ^{1,2,6,7}	H ⁸	I ^{1,2,6,7}		I				
Daucar	<i>Daucus carota</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	ABP ¹	G-P ^{1,2,3,7}	TD ^{1,3}	H ⁸	H ^{2,3,4,7}		II↓				
Echpla	<i>Echium plantagineum</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	AB ^{1,4}	G ^{1,2,4,7,8}	V ^{1,2,4}	H ⁸	S ^{1,2,5,7}						
Erocic	<i>Erodium ciconium</i> (L.) L'Hér. ^{1,2}	O ^{1,2}	AB ^{1,7}	P ^{1,7}	V ^{1,6}	T ⁸	S ^{1,2,5,7}		I				I
Eryten	<i>Eryngium tenue</i> Lam. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ²	V ^{1,2,3}	T ⁸	S ^{1,2,3,7}					I	
Evacar	<i>Evax carpetana</i> Lange ^{1,2}	C ^{1,2}	A ⁴	P ^{1,4,7}	R ^{1,2,7}	T ⁸	S ^{2,5}				I	I	
Fesrub	<i>Festuca rubra</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ⁴	G-P ¹	H ^{1,2,7}	H ⁸	H ^{2,4}						
Galcru	<i>Galium cruciata</i> (L.) Scop. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ^{1,7}	V ^{1,2}	T ⁸	H ^{1,2,7}						

Galgru	<i>Galium grupo parisiense</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G-P ^{1,7}	TD ^{1,2,7}	T ⁸	S ^{1,2,7}	I	I	I	I		I
Galver	<i>Galium verum</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ^{1,7}	V ²	T ⁸	H ^{1,2,7}						
Germol	<i>Geranium molle</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ^{1,7}	TD ^{1,7}	T ⁸	H ^{2,5,7}						
Hiecas	<i>Hieracium castellanum</i> Boiss. & Reuter. ^{1,2}	C ^{1,2}	P ⁴	P ^{1,2}	R ^{1,2}	H ⁸	S ^{1,2,4,7}	II↑					IV
Hiepil	<i>Hieracium pilosella</i> L. ^{1,2}	C ^{1,2}	P ⁴	P ^{1,4,7}	R ^{1,7}	H ⁸	H ^{1,2,4,7}						
Hishis	<i>Hispidella hispanica</i> Barn. ex Lam. ^{1,2}	C ^{1,2}	A ⁴	P ^{1,2}	V ^{1,2}	T ⁸	S ^{1,2,7}						I
Hollan	<i>Holcus lanatus</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ^{1,7}	P ^{1,2,4,7}	V ^{1,2}	H ⁸	H ^{2,4,5,6,7}			II↓			
Holmol	<i>Holcus mollis</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ¹	G-P ^{6,7}	TD ^{1,2,6}	H ⁸	I ^{1,2,5,6,7}	IV	I				II↓
Holset	<i>Holcus setiglumis</i> Boiss. & Reut. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ^{1,7}	P ⁶	V ^{1,6}	T ⁸	I ^{2,6}	I		I	II↓	II↓	II↓
Hypper	<i>Hypericum perforatum</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	P ⁵	G ^{1,2}	TD ^{1,2}	H ⁸	S ^{2,7}						
Hypgla	<i>Hypochoeris glabra</i> L. ^{1,2}	C ^{1,2}	AP ¹	G-P ³	R ^{1,2,7}	H ⁸	I ^{2,5}		I				II↑
Hyprad	<i>Hypochoeris radicata</i> L. ^{1,2}	C ^{1,2}	P ¹	G ^{1,2}	R ^{1,2}	H ⁸	H ^{2,4,5,7}	I	I	II↓	I	I	
Jasmon	<i>Jasione montana</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	BA ^{1,5}	G ^{1,5,7}	TD ^{1,}	T ⁸	S ^{2,3,5,7}	I			II↓	I	
Junbuf	<i>Juncus bufonius</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ¹	V ^{1,2}	T ⁸	H ^{1,2,4,5,7}					I	
Juncap	<i>Juncus capitatus</i> Weigel. ^{1,2}	O ^{1,2}	P ¹	G ¹	TD ²	H ⁸	H ^{2,4,5,7}				I	I	
Lavsto	<i>Lavandula stoechas</i> L.	O ^{1,2}	P ¹	P ^{1,4,7,9}	TD ^{2,4,9}	H ⁸	S ^{2,7,9}						
Leotar	<i>Leontodon taraxacoides</i> (Vill.) Méral. ^{1,2}	C ^{1,2}	P ¹	P ^{1,2}	R ^{1,8}	H ⁸	H ^{2,5}	I	I	II↑	II↑	I	I
Lininc	<i>Linaria incarnata</i> (Vent.) Spreng. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ⁴	G ¹	V ¹	T ⁸	S ^{1,2,7}					I	
Linspa	<i>Linaria sparteae</i> (L.) Willd. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ⁴	G ^{1,4}	V ¹	T ⁸	S ^{1,2,5,7}						
Linbie	<i>Linum bienne</i> Millar. ^{1,2}	O ^{1,2}	BP ¹	G ¹	TD ^{1,2,5,7}	H ⁸	S ^{2,5,7}		I				
Loggal	<i>Logfia gallica</i> (L.) Cooson & Germ. ^{1,2}	C ^{1,2}	A ¹	P ¹	TD ¹	T ⁸	S ^{2,5,7}				I		
Logmin	<i>Logfia minima</i> (Sm.) Dumort. ^{1,2}	C ^{1,2}	A ⁴	P ⁴	V ¹	T ⁸	S ^{2,5,7}						
Lolrig	<i>Lolium rigidum</i> Gaudin ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ^{1,6}	TD ^{2,6}	T ⁸	S ^{2,5,6,7}						
Lotcor	<i>Lotus corniculatus</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	P ¹	G-P ^{1,2,3}	TD ^{1,2,3,7}	H ⁸	I ^{2,3,4,7}	I					
Micten	<i>Micropyrum tenellum</i> (L.) Link ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	P ⁶	V ^{1,2,6}	T ⁸	S ^{1,2,5,6,7}				I		
Moeere	<i>Moenchia erecta</i> (L) P. Gaert., Meyer & Schen. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ¹	V ^{1,2,3}	T ⁸	S ^{2,5}					I	
Mollae	<i>Molineriella laevis</i> (Brot.) Rouy ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ^{1,6}	V ⁶	T ⁸	S ^{1,2,5,6,7}				I	I	
Muscom	<i>Muscari comosum</i> (L.) Miller ^{1,2}	O ^{1,2}	P ¹	G ¹	V ^{2,7}	H ⁸	I ^{2,5,7}		I				
Myodis	<i>Myosotis discolor</i> Pers. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ¹		T ⁸	S ^{1,2,5}						

Onospi	<i>Ononis spinosa</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	P ⁵	P ^{1,2,5,7}	TD ^{1,2,3,7}	H ⁸	S ^{2,3,7}					II↑	
Orncom	<i>Ornithopus compressus</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ⁴	P ^{1,3,4,7}	V ^{3,4}	T ⁸	S ^{2,3,5,7}	II↑			I		
Ornper	<i>Ornithopus perpusillus</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ⁴	P ^{1,3,4,7}	V ^{3,4}	T ⁸	I ^{2,3,5,7}	I	I	II↑	I	II↑	I
Ornpin	<i>Ornithopus pinnatus</i> (Miller) Druce ^{1,2}	L ^{1,2}	A ⁴	G ^{1,3,7}	V ^{1,3}	T ⁸	I ^{2,3,5}						
Parlat	<i>Parentucellia latifolia</i> (L.) Caruel ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ^{1,7}	TD ^{1,7}	T ⁸	S ^{1,2,7}						I
Parvis	<i>Parentucellia viscosa</i> (L.) Caruel ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ^{1,7}	V ^{1,7}	T ⁸	H ^{1,2,7}						
Petpro	<i>Petrorhagia prolifera</i> (L.) P.W. Ball & Heyw. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ³	G ^{1,3,7}	V ³	T ⁸	S ^{2,3,5,7}			I			
Plabel	<i>Plantago bellardii</i> All. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ^{1,7}	R ^{1,2}	T ⁸	S ^{1,2,7}						
Placor	<i>Plantago coronopus</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	ABP ¹	G ^{1,7}	R ^{1,2,4,7}	H ⁸	S ^{2,5,7}						
Plalan	<i>Plantago lanceolata</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	P ¹	P ^{1,7}	R ^{1,2,7}	H ⁸	H ^{2,4,5,7}	II↓	I	I			I
Poabul	<i>Poa bulbosa</i> L. ^{1,2}	G ^{1,2}	P ⁴	G ^{4,6}	R ^{2,6}	H ⁸	S ^{2,4,5,6,7}					I	
Ranpar	<i>Ranunculus parviflorus</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ^{1,3,7}	TD ^{1,2,3,7}	T ⁸	H ^{2,3,5,7}						
Raprap	<i>Raphanus raphanistrum</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	AP ³	G ^{1,3}	TD ^{1,2,3,7}	H ⁸	S ^{2,7}						
Rumace	<i>Rumex acetosella</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	P ³	G ¹	V ^{1,2,7}	H ⁸	I ^{2,4,5,7}		I			I	I
Rumang	<i>Rumex angiocarpus</i> Murb. ^{1,2}	O ^{1,2}	P ³	G ¹	V ^{1,2,7}	H ⁸	I ^{2,4,5,7}	I	I		I	I	
Sanmin	<i>Sanguisorba minor</i> Scop. ^{1,2}	O ^{1,2}	P ¹	G ^{1,3,4}	R ^{1,2,3,7}	H ⁸	H ^{1,2,3}		II↓			I	
Sclann	<i>Scleranthus annuus</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	AB ¹	G ¹	TD ^{1,2,3}	T ⁸	S ^{2,3,5}			I		I	I
Senjac	<i>Senecio jacobaea</i> L. ^{1,2}	C ^{1,2}	BP ¹	G ¹	V ^{1,2,7}	H ⁸	I ^{2,5,7}						
Shearv	<i>Sherardia arvensis</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	AB ¹	G ¹	TD ^{1,2,7}	T ⁸	I ^{1,2,5,7}						
Silgal	<i>Silene gallica</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ³	P ^{1,3,7}	TD ^{1,3}	T ⁸	S ^{2,3,5}		I				
Silpor	<i>Silene portensis</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ³	G ^{1,3}	TD ^{1,2,3,7}	T ⁸	S ^{2,3,5,7}						
Silsc	<i>Silene scabriflora</i> Brot. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ³	P ^{1,7}	TD ^{1,3}	T ⁸	S ^{2,7}		I				
Spepen	<i>Spergula pentandra</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ¹	TD ^{1,3}	T ⁸	S ^{2,3,5}		I			I	
Sperub	<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. & K. Presl. ^{1,2}	O ^{1,2}	ABP ¹	G ¹	H ^{1,3}	T ⁸	S ^{1,2,3,5,7}						IV
Taecap	<i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ^{1,6,7}	TD ⁶	T ⁸	S ^{1,2,5,6,7}		I				
Teenud	<i>Teesdalia nudicaulis</i> (L.) R. Br. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ³	R ^{1,7}	T ⁸	S ^{2,3,5,7}			I		I	I
Thavil	<i>Thapsia villosa</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	P ¹	P ^{1,3,7}	TD ^{2,3}	H ⁸	S ^{2,3,5,7}		I				
Tolbar	<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertner ^{1,2}	C ^{1,2}	A ¹	P ^{1,7}	TD ⁷	T ⁸	S ^{1,2,5,7}	I	I		I	I	IV
Triang	<i>Trifolium angustifolium</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ¹	P ¹	V ^{1,2,3,7}	T ⁸	S ^{1,2,3,5,7}		I				

Triarv	<i>Trifolium arvense</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ^{1,3}	P ^{1,3,7}	TD ^{1,2,3}	T ⁸	S ^{1,2,3,5,7}	I	I	I			
Tricam	<i>Trifolium campestre</i> Schreber ^{1,2}	L ^{1,2}	A ¹	G ^{1,3}	V ^{1,2,3,7}	T ⁸	S ^{1,2,3,5,7}		I	I			
Tridub	<i>Trifolium dubium</i> Sibth. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ¹	G ^{1,3,7}	V ^{1,3,7}	T ⁸	H ^{1,2,3,5,7}	II↑	I	I			
Triglo	<i>Trifolium glomeratum</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ¹	G ^{1,3,4}	TD ^{1,3,7}	T ⁸	S ^{1,2,3,5,7}	II↑	I	I	II↑		
Trisca	<i>Trifolium scabrum</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ¹	G-P ^{3,4,7}	TD ^{1,3,7}	T ⁸	I ^{1,2,3,5,7}						
Tristr	<i>Trifolium striatum</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ¹	G ^{1,3,4,7}	TD ^{1,3,7}	T ⁸	S ^{1,2,3,5,7}	I	II↑				
Trisub	<i>Trifolium subterraneum</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ¹	P ³	H ^{1,2,3,4,7}	T ⁸	I ^{1,2,3,5,7}		II↑				
Tubgut	<i>Tuberaria guttata</i> (L.) Raf. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ^{1,4,3}	G ^{1,3,4,7}	R ^{1,2,3,5}	T ⁸	S ^{2,3,5,7}	II↑			II↑	I	I
Verarv	<i>Veronica arvensis</i> L. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	G ^{1,2,7}	TD ^{1,7}	T ⁸	H ^{1,2,5,7}			I	I		I
Violut	<i>Vicia lutea</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ^{1,5}	G ^{1,3,7}	TD ^{2,3}	T ⁸	I ^{3,5}		I	I			
Vicsat	<i>Vicia sativa</i> L. ^{1,2}	L ^{1,2}	A ^{1,7}	G ^{1,3,7}	TD ³	T ⁸	H ^{2,3,7}		I				
Viokit	<i>Viola kitaibeliana</i> Schult. ^{1,2}	O ^{1,2}	A ¹	P ^{1,3,4,7}	R ¹	T ⁸	H ^{1,2,4,5}						
Vulbro	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) S.F. Gray ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ⁶	V ^{1,6}	T ⁸	I ^{1,2,5,6,7}	I		II↓	I	I	II↓
Vulcil	<i>Vulpia ciliata</i> Dumort. ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ⁶	V ^{1,6}	T ⁸	S ^{1,2,5,6,7}				I	IV	
Vulmyu	<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C. Gmelin ^{1,2}	G ^{1,2}	A ¹	G ⁶	V ^{1,6}	T ⁸	I ^{1,2,5,6,7}	I				I	

Abreviaturas. Familia: G, *Gramineae*; L, *Leguminosae*; C, *Compositae*; O, Otras Familias.

Ciclo de vida: A, anual; B, Bianual; P, Perenne.

Tipo de hoja (pelosidad): G: Glabras; G-P, Glabras a Pelosas; P, Pelosas.

Forma de Crecimiento: V, Vertical; R, Roseta, H, Horizontal; TD; Todas Direcciones.

Forma de vida (Raunkiaer): F: fanerófitos; C: caméfitos; H: hemicriptófitos; G: geófitos; T: terófitos.

Tipo de hábitat: H, Húmedo; S, Seco; I, Indiferente.

Tipo de respuesta de las especies en relación con la posición respecto de la leñosa: Grupo 1 (modelo de HOF I), Grupo 2 (modelo de HOF II, tendencia descendente D),

Grupo 3 (modelo de HOF II, tendencia creciente, C), Grupo 4 (modelos de HOF IV ó V).

Referencias: ¹Tutin *et al.* (1980); ²García (2001); ³Catroviejo *et al.*, (1986); ⁴Modesto y Vargas (1991); ⁵Aizpuru *et al.* (2000); ⁶Devesa (1991); ⁷García (1981-1983); ⁸Bonier y Douin (1934); ⁹López (2001).

V. DISCUSIÓN

V.1. CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD HERBÁCEA EN AUSENCIA DE MATORRAL.

Nuestros resultados ponen de manifiesto la existencia de diferencias entre las comunidades herbáceas en ausencia de matorral, en función del tipo de año y de comunidad, en un ambiente mediterráneo sub-húmedo. Sin embargo, los patrones encontrados, así como la existencia de interacción entre ambos (año y comunidad), difieren según la variable cuantificada en la comunidad herbácea (biomasa total, cobertura total, etc.).

Parece que las diferencias en la precipitación de primavera registrada durante los tres años de muestreo son suficientes para inducir diferencias en la comunidad herbácea, como también lo son las diferencias edáficas encontradas entre los dos tipos de comunidades (eutrófica y oligotrófica) que confieren a los suelos de la comunidad eutrófica mayor capacidad de retención de agua superficial y mayor contenido de nutrientes. La combinación de ambas condiciones ambientales parece establecer un gradiente ambiental de estrés hídrico afectando a la disponibilidad de agua para las plantas y, con ello, a las características de las comunidades herbáceas presentes.

El agua es uno de los factores más limitantes para el crecimiento de las plantas en ambientes mediterráneos y regula muchos procesos ecológicos, no sólo por ser escasa sino por su variabilidad en el tiempo y en el espacio (Noy-Meir, 1973; Zohary, 1973; Mooney, 1982; Mayor y Rodá, 1994; Lázaro *et al.*, 2001; Villegas *et al.*, 2001). En los ecosistemas mediterráneos el período de sequía estival es considerado determinante, afectando al crecimiento y distribución de las plantas (Mooney, 1982; Villegas *et al.*, 2001). En comunidades de herbáceas principalmente anuales, no obstante, la principal época de producción es la primavera (Vázquez de Aldana *et al.*, 2008) y, por tanto, el agua que reciben durante esa época suele ser determinante. De modo que incluso pequeñas diferencias de precipitación en primavera pueden generar en el área de estudio importantes diferencias en la comunidad herbácea. Por otro lado, algunos trabajos realizados en ambientes mediterráneos han mostrado un efecto favorable de la fertilización sobre el crecimiento radial (grosor del tallo) pero sólo bajo condiciones de alta disponibilidad de agua (Mayor y Rodá, 1994), lo que revela que el agua puede crear un gradiente de productividad y una zonación de la vegetación no sólo directamente a

través de su disponibilidad en el suelo, sino además indirectamente creando un gradiente de fertilidad (Lenssen *et al.*, 1999).

De igual forma algunos estudios han constatado que diferencias en la textura de los suelos pueden generar variaciones a nivel de la vegetación (Puerto, 1994; Puerto y Rico, 1992, 1996; Maestre *et al.*, 2001; Vázquez de Aldana *et al.*, 2008). Lo que respaldaría el hecho de que los suelos de la comunidad eutrófica con mayor porcentaje de fracciones texturales finas (% arcilla), junto con un mayor contenido en materia orgánica, calcio, potasio y carbono, en comparación con los de la comunidad oligotrófica, presenten mejores propiedades en cuanto a su capacidad de retención de agua superficial y contenido de nutrientes, que se traducen en diferencias entre las comunidades herbáceas que soportan.

Ahora bien, como se adelantaba al principio de esta discusión, dependiendo de la variable de la comunidad herbácea cuantificada la influencia de las particulares condiciones de los años de muestreo y del tipo de comunidad no se refleja del mismo modo.

En el caso de la **biomasa aérea total** de herbáceas el valor significativamente más alto se registró en el año con mayor precipitación en primavera (año húmedo), y el menor en el año con menor precipitación en primavera (año muy seco); alcanzando la biomasa del año seco un valor intermedio entre ambos, aunque sin significación estadística con el año húmedo. También la biomasa aérea total de herbáceas fue significativamente más alta en la comunidad eutrófica que en la oligotrófica. No obstante, la existencia de interacción probablemente significativa entre ambos factores (año y comunidad) sugiere su influencia conjunta sobre los valores de biomasa total, determinando un gradiente que explica la existencia de valores similares de biomasa en la de comunidad más rica (eutrófica) el año de menor precipitación y en la comunidad más pobre (oligotrófica) los años con mayor precipitación en primavera (años húmedo y seco). Este resultado sugiere que una mayor precipitación puede compensar la pobreza de un suelo y viceversa; resultado que está de acuerdo con el hallado por Tziaila *et al.* (2006), quienes demostraron que el grado de humedad del suelo era el principal factor que afectaba, por un lado, a las características del suelo y, por otro, al crecimiento de las

especies. Por el contrario, Maestre y Cortina (2004) no encontraron que las propiedades del suelo modificaran la supervivencia de las especies.

Nuestros resultados indican que la biomasa aérea total aumenta al mejorar las condiciones hídricas, bien por precipitación o por características edáficas. Resultados similares han sido hallados por Vázquez de Aldana *et al.* (2008), quienes encuentran una correlación positiva significativa entre las variaciones interanuales de biomasa y la precipitación, especialmente la de primavera, que se hace más evidente en los suelos más pobres ya que son más susceptibles a las variaciones en precipitación.

En cuanto a la **cobertura total**, los valores significativamente más altos se registraron en los años húmedo y seco, es decir, con mayor precipitación, y el menor en el año muy seco, con la menor precipitación. También la cobertura herbácea total fue significativamente más alta en la comunidad eutrófica que en la oligotrófica. A pesar de no haberse encontrado interacción significativa entre ambos factores (año y comunidad) se observa una mayor influencia del año en la comunidad oligotrófica, en la que el año húmedo presenta mayor cobertura total que el seco, aunque la diferencia no sea significativa, mientras que en la comunidad eutrófica no ocurre esto. Por tanto, nuestros resultados están de acuerdo, por un lado, con lo hallado por otros investigadores quienes afirman que la textura del suelo puede afectar sustancialmente a la disponibilidad de agua en el mismo (Gómez-Plaza *et al.*, 2001).

Nuestros resultados coinciden con los encontrados en otros estudios en ambientes mediterráneos, donde el incremento de la disponibilidad de agua se relaciona con el aumento de la cobertura vegetal total (Puerto, 1997; Greenlee y Callaway, 1996; Tielbörger y Kadmon, 2000). Así, Puerto (1997) encuentra mayor cobertura herbácea en las zonas bajas que en las zonas altas de las laderas de Dehesas salmantinas. Greenlee y Callaway (1996) encuentran mayor cobertura vegetal en un año bastante húmedo y menor en un año más seco. Por su parte, Tielbörger y Kadmon (2000) concluyen que las extremas condiciones climatológicas, entre ellas la precipitación, son las responsables de los cambios en cobertura. También en escombreras mineras de carbón en ambientes mediterráneos sub-húmedos (González-Alday *et al.*, 2008), y en escombreras mineras de uranio, así como en los pastizales de anuales circundantes típicos de las dehesas salmantinas (Martínez-Ruiz *et al.*, 2001, 2007; Martínez-Ruiz y

Fernández-Santos, 2005), se registran valores de cobertura herbácea más altos en las laderas orientadas al norte (ambiente más húmedo) que en las orientadas al sur (ambiente más seco).

Los resultados de **cobertura de gramíneas** revelan una influencia significativa conjunta de ambos factores (año y comunidad) sobre esta parte de la comunidad herbácea, que explica la diferente influencia de las precipitaciones de primavera en función del tipo de comunidad. De modo que en la comunidad más rica (la eutrófica) la cobertura de gramíneas (en porcentaje) parece ser independiente de la precipitación de primavera (aunque la cobertura de gramíneas sea mayor en el año húmedo y menor en el seco), mientras que en la comunidad más pobre (la oligotrófica) existe un gradiente de acuerdo con la precipitación (descenso de la cobertura de gramíneas al disminuir las precipitaciones de primavera). Este resultado sugiere que una mayor riqueza edáfica (comunidad eutrófica) puede compensar la influencia de bajas precipitaciones, de acuerdo con lo hallado por Tziaila *et al.* (2006), mientras que en los suelos más pobres (comunidad oligotrófica) la influencia de la precipitación es más patente.

Por otra parte, nuestros resultados también ponen de manifiesto que la cobertura de esta familia se ve favorecida cuando las condiciones de humedad son mejores al igual que se ha obtenido en otros estudios (Rico y Puerto, 1988-1989; Puerto y Rico, 1996; Puerto, 19997; Pugnaire *et al.*, 2001; Marañón, 2006; Michalet, 2007). Así, Puerto y Rico (1988-1989) encuentran mayor cobertura de gramíneas en laderas de dehesa orientadas al norte que en las orientadas al sur. Martínez-Ruiz *et al.* (2007) y González-Alday *et al.* (2008) también encuentran mayor cobertura de gramíneas en taludes mineros hidrosembrados orientados al norte que en los orientados al sur, en ambientes mediterráneos: semi-árido y sub-húmedo, respectivamente.

En cuanto a la **cobertura de leguminosas**, los valores significativamente más altos se registraron, en ambas comunidades, en el año seco, es decir, con precipitación intermedia, y los menores en el año muy seco, con la menor precipitación; ocupando el año húmedo una posición intermedia. Además, el tipo de comunidad eutrófica presenta siempre una cobertura de esta familia significativamente mayor que la oligotrófica. La ausencia de interacción entre ambos factores (año y comunidad) sugiere que no hay una

influencia conjunta sino más bien individualizada de cada uno de ellos sobre la cobertura de gramíneas. Estos resultados sugieren que esta familia se ve favorecida en condiciones de estrés intermedio, desfavorecida en condiciones de humedad y muy desfavorecida en condiciones de alto estrés hídrico. Nuestros resultados concuerdan con lo hallado por Tizalia *et al.* (2006) quienes encuentran mayor abundancia de leguminosas en zonas secas. Otros investigadores, encuentran mayor cobertura de esta familia en laderas orientadas al sur (Rico y Puerto, 1988-1989; Puerto y Rico, 1996; Lopez-Pintor, 2001). También en escombreras mineras hidrosembradas, de carbón en ambiente mediterráneo sub-húmedo (González-Alday *et al.*, 2008), y de uranio en ambiente mediterráneo semi-árido (Martínez-Ruiz *et al.*, 2007), se registran valores de cobertura de leguminosas más altos en las laderas orientadas al sur (ambiente más seco) que en las orientadas al norte (ambiente más húmedo).

Sin embargo, nuestros resultados revelan también que cuando el estrés hídrico es extremo, esta familia se ve desfavorecida. Resultados similares se encuentran en escombreras mineras de uranio no hidrosembradas (que sufren un proceso de revegetación natural), en un ambiente mediterráneo semi-árido, en las que la mayor cobertura de leguminosas en los taludes orientados al sur se da únicamente sobre el sustrato de mejor calidad (estéril recubierto de arcasas; Martínez-Ruiz y Fernández-Santos, 2005), mientras que sobre sustratos peores (estéril sin recubrir; Martínez-Ruiz *et al.*, 2001) la mayor cobertura de leguminosas se da en los taludes orientados al norte.

La **cobertura de compuestas** experimentó un claro cambio interanual, alcanzándose mayor valor en el año húmedo, menor en el muy seco e intermedio en el año seco. La existencia de interacción significativa entre ambos factores (año y comunidad) sugiere su influencia conjunta sobre los valores de cobertura de compuestas, determinando un gradiente que explica la existencia de valores similares de cobertura en la comunidad más rica (eutrófica) los años de menor precipitación (seco y muy seco) y en la comunidad más pobre (oligotrófica) los años con mayor precipitación en primavera (años húmedo y seco). Estos resultados constituyen, de nuevo, un reflejo de la respuesta de las plantas a la disponibilidad de agua. El aporte de este elemento a través de la precipitación o por medio de la adsorción a través de las raíces propiciará un mayor crecimiento (Juma, 1993; Holmgren *et al.*, 1997). Varios estudios indican que aunque la precipitación y la disponibilidad de agua en el suelo están fuertemente

relacionados (Haase *et al.*, 1996; Maestre *et al.*, 2005) esta última puede resultar aún más importante (Reynolds *et al.*, 2004).

En cuanto a la relación con el agua, nuestros resultados ponen de manifiesto que la cobertura de esta familia se ve favorecida cuando las condiciones de humedad son mejores. Sin embargo, en otros estudios se ha hallado mayor cobertura de esta familia en orientación sur (Rico y Puerto, 1988-1989). Sobre estériles de la minería del uranio en un ambiente mediterráneo semi-árido también se encuentra mayor cobertura de compuestas, preferiblemente con base en roseta, en los ambientes más secos, como por ejemplo en los taludes orientados al sur (Martínez-Ruiz y Fernández-Santos, 2005) o en los taludes no hidrosebrados (Martínez-Ruiz *et al.*, 2007).

Por lo que se refiere a la **cobertura del grupo “otras familias”**, nuestros resultados reflejan que, los dos tipos de comunidades presentan una respuesta diferente a la precipitación de primavera. En el tipo de comunidad eutrófica se aprecia un descenso (no estadísticamente significativo) de la cobertura al descender la precipitación, mientras que en la comunidad oligotrófica el valor significativamente mayor se registró en el año con mayor precipitación en primavera (año húmedo) y el menor en el año seco. Esta familia a diferencia de las anteriores, presenta mayor cobertura en el tipo de comunidad oligotrófica, concretamente en los años húmedo y muy seco. Otros estudios llevados a cabo en sistemas mediterráneos apoyan nuestros resultados, al mostrar que la cobertura de este grupo de familias es mayor cuando las condiciones ambientales son más estresantes, por ejemplo, en orientaciones sur (Rico y Puerto, 1988-1989).

El hecho de que se desarrollen mejor en un tipo de comunidad oligotrófica, no sólo en el año húmedo sino también en el muy seco, indica que algunas de las especies pertenecientes a este grupo pueden estar mejor adaptadas a condiciones más pobres y/o desarrollarse mejor donde se reduce la competencia con especies de las familias dominantes en otros ambientes (gramíneas, leguminosas o compuestas). No obstante, al ser este grupo tan heterogéneo, es posible que este comportamiento sea el reflejo de unas pocas especies, como puede ser el caso de *Tuberaria guttata* que resultó bastante abundante en el tipo de comunidad oligotrófica el año húmedo.

En cuanto a la **biomasa de las principales familias** nuestros resultados muestran que gramíneas y compuestas presentan mayor biomasa en condiciones húmedas (comunidad eutrófica) que en secas (comunidad oligotrófica), mientras que las leguminosas no difieren significativamente y, por el contrario, el grupo de “otras familias” presenta mayor biomasa en condiciones más secas. Estos resultados apoyan lo que hemos descrito anteriormente para cobertura de las principales familias. Otros investigadores en sistemas de ladera de ambientes mediterráneos han hallado mayor biomasa de gramíneas y leguminosas en zonas bajas, y de “otras familias en zonas altas (Puerto y Rico, 1996; Vázquez -de-Aldana *et al.*, 2008). Además, Vázquez-de-Aldana *et al.* (2008) obtienen correlación positiva entre la biomasa de gramíneas y la precipitación anual.

Los valores de **diversidad** únicamente difieren significativamente entre años, siendo mayor la diversidad en el año con precipitación intermedia, el año seco (aunque no significativamente diferente a la del año húmedo), y menor en el año muy seco. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Hacker y Bertness (1999), quienes observan un incremento de diversidad para niveles intermedios de severidad ambiental, estando de acuerdo con la teoría clásica, dentro de la ecología de comunidades, del modelo de diversidad con forma de joroba (“the hump-backed diversity model”; Grime, 1973; Huston, 1979). En un estudio anterior, Hacker y Gaines (1997) habían encontrado, sin embargo, un incremento de la diversidad desde niveles intermedios a muy altos de estrés ambiental, en la línea de las predicciones de Bertness y Callaway (1994).

El comportamiento de la diversidad encontrado en este estudio se explica en mayor medida por el comportamiento de la componente **riqueza**, para la que también se encuentra únicamente diferencias interanuales, viéndose favorecida cuando la precipitación es intermedia, independientemente del tipo de comunidad. Varios son los estudios que han obtenido resultados similares, en cuanto al hecho de registrar mayores valores de riqueza bajo situaciones intermedias de estrés ambiental (Broker *et al.*, 2008), teniendo en cuenta factores limitantes como la luz y los nutrientes (Benayas y Scheiner, 2002) o la disponibilidad de agua (Holzapfel *et al.*, 2006; Tziella *et al.*, 2006). Estos autores argumentan que los ambientes de estrés intermedio generalmente

contienen más especies, pues facilitan la adaptación de las especies a ellos en comparación con aquellos donde las condiciones son más extremas.

V.2. EFECTO DEL MATORRAL SOBRE LA COMUNIDAD HERBÁCEA.

Nuestros resultados ponen de manifiesto que las plantas aisladas de *Cytisus multiflorus* inducen cambios en la comunidad herbácea, constituida en su mayoría por gramíneas, leguminosas y compuestas. Dichos cambios se producen, tanto en biomasa aérea y cobertura (totales y de las principales familias), como en diversidad y composición florística, aunque el efecto difiere dependiendo de la intensidad del estrés hídrico, y no siempre se manifiesta de acuerdo con la hipótesis propuesta por Bertness y Callaway (1994), lo cual varía en función de cuál sea la variable cuantificada.

V.2.1. Biomasa aérea total

Al cuantificar los efectos de *C. multiflorus* sobre la biomasa aérea total de herbáceas, se observa que el efecto (balance final de interacciones) va cambiando según varía el gradiente de humedad, pasando de negativo a neutro y a positivo a medida que se va intensificando el estrés hídrico (menor precipitación y peores condiciones edáficas), de acuerdo con la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness y Callaway (1994). Callaway (1999) en un trabajo de revisión presenta diversos ejemplos que también apoyan la hipótesis del gradiente de estrés, empleando la biomasa como variable de estudio.

Varios autores han encontrado un efecto positivo (facilitador) de diversas especies leñosas o herbáceas sobre la biomasa aérea de herbáceas o de alguna herbácea en particular bajo las condiciones de mayor estrés hídrico. Así, Greenlee y Callaway (1996) comparando un año húmedo con otro seco, encuentran mayor biomasa de *Lesquerella carinata* bajo la influencia de manojos de gramíneas perennes (“bunch grasses”) al aumentar la severidad ambiental (año seco), mientras que bajo condiciones de menor estrés (año húmedo), que permiten una rápida adquisición de recursos, los “bunchgrasses” compiten con *Lesquerella*. Asimismo, Kikvidze *et al.* (2006), determinando el efecto de la comunidad de plantas sobre las especies *Hordeum violaceum* y *Trifolium ambiguum* durante dos estaciones diferentes del año (una húmeda

y otra seca), hallaron competencia en las condiciones mas húmedas y facilitación en las más secas.

Otros estudios han reportado un efecto positivo de una especie sobre la biomasa aérea de otra, pero no asociado a un gradiente de estrés. Efectivamente, un efecto facilitador sobre la comunidad herbácea subyacente o sobre algunas especies en particular se ha observado tanto a nivel de árboles, como *Quercus douglasii* (Callaway *et al.*, 1991), como también de varias especies de matorral. Por ejemplo, especies tales como *Retama sphaerocarpa* (Pugnaire *et al.*, 1996; Moro *et al.*, 1997 a y b; Pugnaire y Luque, 2001; Espigares *et al.*, 2004), *Artemisa sieberi* (Holzapfel *et al.*, 2006) o *Cistus clusii* (Armas y Pugnaire, 2005) han probado su carácter facilitador en diferentes latitudes del planeta, en ambientes áridos y semiáridos (Armas y Pugnaire, 2005; Holzapfel *et al.*, 2006; Greenlee y Callaway, 1996),

Nuestros resultados por el contrario, no estarían de acuerdo con lo encontrado por Maestre *et al.* (2005, 2006), ya que sus hallazgos no apoyan las predicciones de la hipótesis del gradiente de estrés para la variable biomasa total, al no encontrar ningún efecto significativo del matorral sobre la biomasa para ningún nivel de estrés analizado. Como hemos señalado en el primer apartado de la discusión, en nuestro estudio hemos obtenido que, fuera de la influencia del matorral, la biomasa aérea total de herbáceas siempre es mayor en las condiciones de mayor humedad y disminuye tanto al disminuir la precipitación en primavera (en ambos tipos de comunidad), como al disminuir la capacidad de retención de humedad de los suelos (paso eutrofia-oligotrofia). A pesar de lo que pudiera parecer, estos resultados no contradicen los que discutimos en el presente apartado, que nuestros resultados de biomasa aérea apoyan la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness y Callaway (1994). La realidad es que la biomasa aérea de herbáceas es mayor cuanto mayor es la disponibilidad hídrica. Sin embargo, es precisamente bajo las condiciones de mayor humedad cuando pueden primar los procesos de competencia frente a los de facilitación entre el matorral y las herbáceas, y por ello encontramos un descenso de la biomasa herbácea bajo la influencia de *C. multiflorus* en estas condiciones de mayor disponibilidad hídrica. Bajo las condiciones de mayor estrés hídrico (año muy seco y tipo de comunidad oligotrófica), sin embargo, el efecto del matorral cambia a positivo, a pesar de lo cual la biomasa aérea de herbáceas sigue

siendo mucho menor que la que encontramos el año húmedo en el tipo de comunidad eutrófica, debido precisamente a esa menor disponibilidad hídrica.

V.2.2. Cobertura total de herbáceas

La influencia del matorral sobre las herbáceas a nivel de cobertura total muestra un patrón diferente al descrito para la biomasa, ya que en los años húmedo y seco se aprecia un efecto negativo del matorral sobre la cobertura total de herbáceas, que se va acentuando según aumenta el estrés hídrico. Este resultado no apoyaría, en principio, la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness y Callaway (1994), pero sí la hipótesis de Tielbrogue y Kadmon (2000) y los resultados del meta-análisis de Maestre *et al.* (2005), según los cuales la competencia aumentaría con el incremento del estrés abiótico. No obstante, si nuestros resultados de cobertura total apoyaran plenamente la hipótesis de Tielbrogue y Kadmon (2000) y los resultados del meta-análisis de Maestre *et al.* (2005), cabría esperar también mayor efecto negativo del matorral y, por tanto, mayor diferencia de cobertura herbácea total en las posiciones bajo la cubierta y fuera de la misma en el año muy seco. Sin embargo, encontramos un efecto neutro en el tipo de comunidad eutrófica y facilitación significativa en las condiciones más extremas del gradiente de nuestro estudio (año muy seco, comunidad oligotrófica), resultado, este último, que parece apuntar más bien a la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness y Callaway (1994).

En otros estudios de este tipo en los que se ha cuantificado la cobertura total, se encuentran resultados que apoyan la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness y Callaway (1994). Por ejemplo Holzapfel *et al.* (2006), al comparar el efecto de dos especies de matorral (*Sarcopoterium spinosum* y *Artemisia sieberi*) sobre la comunidad anual subyacente, en dos ambientes diferentes, encuentran un efecto positivo o neutro en la parte más árida y negativo en la más húmeda. Lorie y Callaway (2006), tras un re-análisis a través del cual critica al meta análisis de Maestre *et al.* (2005), concluye que la facilitación es importante al final del gradiente de estrés. Otros trabajos, sin embargo, empleando la misma variable, no encuentran facilitación en las condiciones de mayor estrés abiótico y, por tanto, no están de acuerdo con la hipótesis de Bertness y Callaway (1994). Maestre *et al.* (2005) encuentran facilitación y competencia en bajos y en altos niveles de estrés respectivamente. Otros estudios,

llevados a cabo en clima mediterráneo, han hallado que el efecto producido por el *Pino ponderosa* sobre la hierba *Festuca pallescens* en condiciones de alto estrés sólo podría ser negativo, ya que la competencia por agua entre árboles y pastos parece ser más importante que cualquier mejora microambiental (Fernández *et al.*, 2007). Adicionalmente, Tielbrogue y Kadmon (2000), en un ambiente con alto estrés hídrico (desértico), encontraron un cambio en el efecto del matorral sobre algunas hierbas anuales, de negativo a neutro o de neutro a positivo, con el incremento de la precipitación. Por otra parte, algunas investigaciones, basadas también en el análisis de cobertura, han reportado un efecto facilitador de una especie sobre la cobertura de otra, pero sin estar asociado a un gradiente de estrés. Es así como en comunidades de pasto adhesado de la Península Ibérica, se determinó un efecto positivo producido por las especies arbóreas *Quercus pyrenaica*, *Q. rotundifolia*, *Q. lusitanica* sobre la comunidad herbácea subyacente (Rico y Puerto, 1988-1989). De igual forma, se ha observado un efecto positivo de matorrales sobre la cobertura de la comunidad herbácea, asociado a la edad de la leñosa como es el caso de *Retama sphaerocarpa* (Espigares *et al.*, 2004). Otro ejemplo es el caso de *Ambrosia dumosa*, donde se evidencia una relación positiva bidireccional con la comunidad anual subyacente que cambia con el tiempo (Holzapffel y Mahall, 1999).

En nuestro caso, el efecto favorable del matorral detectado en las condiciones más extremas de nuestro gradiente (en el año muy seco y tipo de comunidad oligotrófica), al que ya hemos aludido, lo atribuimos al hecho de que las cifras de cobertura total están en gran medida condicionadas por los valores correspondientes a las gramíneas, siendo ésta como es la familia con mayor representación este año. Así mismo, otros estudios, muestran un efecto positivo de las leñosas sobre la cobertura de gramíneas (González Bernáldez *et al.* 1969; Rico & Puerto 1988–89; Díez *et al.* 1991; Fernández-Santos *et al.*, 1996; 2004). No obstante, los únicos estudios en esta especie de matorral son, tal y como ya hemos apuntado, los llevados a cabo por nuestro grupo de investigación y, por tanto, aún desconocemos los mecanismos a través de los cuales las plantas son facilitadas por *Cytisus*.

Por lo que se refiere a la influencia negativa significativa de *Cytisus* que, bajo determinadas condiciones, también hemos detectado sobre la cobertura total herbácea, ésta se explica, en gran medida, por la influencia negativa del matorral sobre la cobertura de leguminosas. Este resultado sugiere que las condiciones de mayor

radiación solar, es decir, espacios abiertos, parecen favorecer a esta familia, tal y como ha sido reportado por otros investigadores (Puerto, 1997; Marañón, 2006; Martínez-Ruiz y Marrs, 2007).

Nuestros resultados indican, entonces, que los mecanismos de interacción entre las plantas pueden responder de forma desigual a variaciones a pequeña escala (ya sea temporales o espaciales) dadas por la precipitación o el tipo de suelo, pudiendo llevar dichas variaciones bien a facilitación o bien a competencia. Dicho de otro modo, *Cytisus multiflorus* genera interacciones positivas y negativas, además de una segregación espacial en la cobertura total de especies (la cual varía de acuerdo con la precipitación y el tipo de comunidad), que resulta ser el reflejo de las familias principales. Es así como las gramíneas, como se verá posteriormente, tienden a alojarse bajo el matorral, mientras que las familias restantes se ven desplazadas fuera de él. Por tanto, la cobertura total es el reflejo, fundamentalmente, de la contribución de las leguminosas en un año seco y de las gramíneas en un año muy seco. Efectivamente, en nuestro estudio parece claro que son concretamente las variaciones en la disponibilidad de agua las que determinan estos cambios en el signo de las interacciones, variaciones ya sean propiciadas por distintos niveles de precipitación, o bien por la distinta capacidad de retención de agua de los suelos incluidos en nuestra investigación, o por la presencia del matorral que también mejora la economía hídrica de las plantas (Holmgren *et al.*, 1997; Holzapfel *et al.*, 2006). Nuestros resultados revelan que las plantas necesitan de la presencia de *Cytisus* cuando el estrés hídrico es mayor y, por tanto, resulta crucial su presencia para la supervivencia y buen funcionamiento de la cobertura total de herbáceas bajo su cubierta. Entonces los procesos de competencia y facilitación van a depender no solo de la disponibilidad de este recurso, sino de la relación planta-planta, la cual no se refleja de igual forma a nivel de biomasa aérea, de cobertura total o de cobertura de cada una de las diferentes familias.

V.2.3. Cobertura de gramíneas

Nuestros resultados revelan un efecto positivo del matorral sobre la cobertura de gramíneas, pero sólo significativo en las condiciones más extremas del gradiente de estrés hídrico estudiado: año muy seco y tipo de comunidad eutrófica (condiciones más estresantes), año húmedo y tipo de comunidad eutrófica (mejores condiciones hídricas).

En este sentido nuestro estudio apoyaría parcialmente tanto a la hipótesis propuesta por Bertness y Callaway (1994) como los resultados obtenidos por Tielborguer y Kadmon (2000) y los resultados del meta-análisis de Maestre *et al.* (2005).

Son pocos los autores que valorando la cobertura de gramíneas apoyan la hipótesis de Bertness y Callaway (1994). Tziella *et al.* (2006) evaluando zonas con diferente grado de humedad edáfica, evidenciaron que la humedad del suelo era el principal factor que afectaba la composición florística, dominando las gramíneas en los sitios húmedos. Asimismo, Scanlon *et al.* (2005) encontraron que la precipitación es una variable clave determinando la biomasa de gramíneas. Por lo que se refiere a otros factores, tales como la sombra, otros estudios han evidenciado un efecto favorable producida por la copa del arbolado sobre la cobertura de gramíneas (Scanlon *et al.*, 2005). De igual forma Knoop y Walter (1985), trabajando en ambientes secos, hallaron un efecto facilitador de los árboles *Burkea africana*, *Ochna pulchra*, *Terminalia sericea* sobre *Digitaria eriantha* debido a las propiedades del suelo. Este efecto también se ha evidenciado en sistemas mediterráneos a nivel de matorrales cuando las condiciones ambientales fueron mas estresantes para la comunidad de gramíneas (Rodríguez-Echeverría y Péres Fernández 2003).

Liancourt *et al.* (2005) trabajando con tres especies de gramíneas, encuentran resultados similares a los nuestros y lo atribuyen a que las interacciones bióticas pueden variar de negativas a positivas en función de la habilidad de las especies a tolerar condiciones abióticas particulares (Bertness *et al.*, 1992). Es decir, depende de la amplitud de nicho de cada especie y, por tanto, el nivel de estrés afectará en mayor o menor medida a una especie que esté lejos o cerca respectivamente, de su ambiente óptimo. De este modo, una alta habilidad para responder competitivamente puede permitir a las especies minimizar el costo de las interacciones negativas y, por tanto, maximizar los beneficios de una mejora medioambiental propiciada por las plantas vecinas (Broker y Callaghan, 1998).

La influencia positiva de *Cytisus* sobre las gramíneas, podría explicarse, en primer lugar, por el efecto favorable del matorral sobre la disponibilidad de agua, dirigiéndola hacia arriba a través de las raíces, como se ha visto en otras especies de matorral (Haase *et al.*, 1996). Esto contribuiría a mantener un alto estatus hídrico, favoreciendo el crecimiento de las plantas bajo la cubierta de *Cytisus*, tal y como se refleja también en otros estudios en los que se ha detectado el aumento de gramíneas bajo la cubierta de

leñosas (Rodríguez-Echeverría y Pérez Fernández 2003). No obstante, aunque, ciertamente, las gramíneas son plantas con un alto carácter competitivo (Ferrer *et al.*, 2001; Pugnaire *et al.*, 2001; Broker, 2006), su dominancia bajo el matorral no se explica sólo por sus altos requerimientos de agua (Pugnaire *et al.*, 2001; Michalet, 2007), sino que también responden muy bien en zonas con mayor aporte de nutrientes (Broker, 2006). Por otro lado, *Cytisus* es una leguminosa y, como tal, tiene la posibilidad de fijar nitrógeno de la atmósfera y como es bien sabido la disponibilidad de nitrógeno afecta, lógicamente, a la habilidad competitiva de las especies dominantes (Broker, 2006). Adicionalmente, las gramíneas son una familia que requiere de vegetación circundante para su desarrollo (Olofsson *et al.*, 1999). Todo esto sugiere que esta familia se adapta muy bien a las condiciones creadas por *C. multiflorus*, lo cual hace de las gramíneas unas buenas competidoras, en estas condiciones, frente a las demás familias. Si la copa de *C. multiflorus* representa un sitio seguro para el establecimiento de este grupo de herbáceas, es evidente, entonces, que la distribución de este matorral puede resultar un importante factor regulador de la dinámica de la comunidad herbácea.

V.2.4. Cobertura de leguminosas

Los resultados de cobertura obtenidos para las leguminosas revelan que el efecto del matorral sobre esta familia es evidentemente negativo en los tres años para el tipo de comunidad eutrófica, y en los dos años con mayor precipitación para el tipo de comunidad oligotrófica, resultados que no estarían de acuerdo con la hipótesis de Bertness y Callaway (1994). Es así como, en nuestro estudio y para esta familia, se aprecia un gradiente de competencia, la cual aumenta con el estrés hídrico en los dos primeros años de muestreo, llegando a alcanzar su mayor intensidad en el año seco y tipo de comunidad oligotrófica. Estos resultados en principio parecen apoyar la hipótesis de Tielbörger y Kadmon (2000) y los resultados del meta-análisis de Maestre *et al.* (2005), apareciendo la magnitud de la competencia altamente correlacionada concretamente con las condiciones hídricas. No obstante, si nuestros resultados se ajustasen plenamente a lo propuesto por estos autores, de nuevo cabría esperar que en un año muy seco la cobertura de leguminosas fuese aún mayor que la hallada en un año seco. Sin embargo, en el año con menor precipitación, en el tipo de comunidad eutrófica, aunque sí se evidenció un efecto negativo por parte de la leñosa, éste no fue tan acentuado. Ya en el tipo de comunidad oligotrófica, la alta radiación solar, la baja

cantidad e intensidad de las precipitaciones y las malas condiciones de suelo fueron suficientes como para afectar la supervivencia de esta familia aún bajo la cubierta del matorral, lo cual se refleja en su baja cobertura.

Son escasos los estudios que hayan contrastado la hipótesis de estrés de gradiente en el grupo de las leguminosas. Tziaila *et al.* (2006) evidencia que esta familia disminuye su abundancia en la medida que aumenta la humedad edáfica. Otros estudios realizados sobre especies de esta familia que no están asociados a un gradiente de estrés, evidencian en su mayoría un efecto negativo similar al ejercido por *Cytisus multiflorus* sobre la cobertura de leguminosas. Estudios del efecto del arbolado (*Quercus pyrenaica*, *Q. rotundifolia*, *Q. lusitanica*) sobre la comunidad herbácea subyacente revelan que, fuera de su influencia, la cobertura de leguminosas es mayor (Rico & Puerto 1988–89). De igual forma Rodríguez-Echeverría y Pérez Fernández (2003) trabajando con matorrales (*R. sphaerocarpa*) evidencia un efecto negativo sobre leguminosas. Resultados similares obtiene Kikwidze *et al.* (2006) sobre la especie *Trifolium ambiguum*.

Nuestros resultados coinciden con lo expuesto por otros investigadores los cuales han puesto de manifiesto la preferencia de las leguminosas por los espacios abiertos (Puerto, 1997; Maraón, 2006), o encuentran mayor cobertura de ellas en laderas orientadas al sur (Rico y Puerto, 1988-1989; Puerto y Rico, 1996; Lopez-Pintor, 2001) debido al menor efecto sombra que se da en dichas zonas (Lopez-Pintor, 2001). Lo anterior apoya la afirmación de Holmgren *et al.* (1997) de que las especies tolerantes a la sequía generalmente prevalecen en sitios abiertos. En nuestro caso, los resultados obtenidos sugieren además que las leguminosas, para lograr un buen desarrollo, no sólo requieren de la luz solar, estableciéndose mejor en zonas abiertas y año seco donde puede aumentar su ventaja o capacidad competitiva, sino que también requieren de cierta riqueza del suelo, de donde las plantas extraen agua y nutrientes, recursos imprescindibles en este estudio. Resultados similares se encontraron en estudios llevados a cabo en escombreras mineras de uranio no hidrosembreadas (que sufren un proceso de revegetación natural), en un ambiente mediterráneo semi-árido, en las que la mayor cobertura de leguminosas en los taludes orientados al sur se da únicamente sobre el sustrato de mejor calidad (estéril recubierto de arcasas; Martínez-Ruiz y Fernández-Santos, 2005), mientras que sobre sustratos peores (estéril sin recubrir; Martínez-Ruiz *et al.*, 2001) la mayor cobertura de leguminosas se da en los taludes orientados al norte.

V.2.5. Cobertura de compuestas

La presencia del matorral no evidencia, en cuanto a sus efectos sobre la **cobertura de compuestas**, ningún patrón claro, resultando un poco difuso su comportamiento en la mayoría de los casos aquí estudiados. Efectivamente, en esta familia sólo se tiende a evidenciar una variación anual, donde se vislumbra competencia en las mejores condiciones de este estudio (año húmedo tipo de comunidad eutrófica) y la facilitación en las peores (año muy seco tipo de comunidad oligotrófica). Puesto que, en principio, esta variación anual en cobertura parecería estar sujeta, entonces, a cambios en el nivel de precipitación y en las condiciones presentes en el sustrato, es posible que se estén presentando interacciones negativas y positivas que podrían en cierta forma apoyar la hipótesis de estrés abiótico formulada por Bertness y Callaway, (1994). Sin embargo, el hecho de no apreciarse ningún tipo de interacción clara o significativa en el año seco no nos permite hablar de un gradiente, lo que nos lleva a pensar que, aunque es bien sabido que las relaciones positivas y negativas son mecanismos que actúan de forma simultánea y el efecto total depende de cuáles son los mecanismos mas importantes en un momento dado (Callaway 1994, 1995, 1997), esto no parece evidenciarse en el año seco de nuestro estudio.

Son escasos los estudios realizados sobre la cobertura de compuestas, y los únicos que pueden ser aportados al respecto se han llevado a cabo en la Península Ibérica. De forma general, nuestros resultados coinciden con lo hallado por otros autores, quienes trabajando con compuestas hallaron una mayor cobertura de esta familia fuera de la influencia del matorral en periodos de mayor precipitación (Rodríguez-Echeverría y Pérez Fernández, 2003). Además, se ha observado que esta familia tiene la capacidad de soportar condiciones de oligotrofia, pudiéndose encontrar muchas de sus especies en la orientación sur en las posiciones fuera-borde (Rico y Puerto, 1988-1989). Adicionalmente, el hecho de encontrar una menor cobertura de compuestas en el año húmedo bajo el matorral posiblemente se deba a lo que han hallado en otros estudios, en los cuales se asevera que, en ambientes méxicos, las ventajas de estar debajo del árbol disminuyen y las plantas fuera de él pueden funcionar mucho mejor que las plantas sombreadas (Belsky, 1994; Greenlee y Callaway, 1996). En cualquier caso, nuestro estudio provee la primera evidencia de la existencia de estos procesos, especialmente de facilitación, con el aumento del estrés abiótico a nivel de la familia de compuestas, los cuales habrán de ser estudiados con más detalle.

V.2.6. Cobertura “otras familias”

El efecto del matorral sobre la **cobertura de “otras familias”** se ejerce de distinto modo dependiendo del tipo de comunidad, ya que en la eutrófica, años húmedo y muy seco, la cobertura de “otras familias” no presentó cambios relacionados con la distancia (posición) al centro del matorral, sugiriendo que el efecto de la leñosa tiende a ser nulo. Sin embargo, en el año seco se presenta una mayor cobertura de “otras familias” bajo la cubierta de la leñosa, evidenciando un efecto favorable del matorral, aunque sin significación estadística, el cual puede deberse a la facilitación sobre especies como *Erodium ciconium* y *Thapsia villosa*, las cuales presentan una mayor cobertura bajo la cubierta. Los cambios en la cobertura de este grupo de plantas (“otras familias”) no se ajustarían entonces a la hipótesis de Bertness y Callaway (1994) en este tipo de comunidad. En el tipo de comunidad oligotrófica, se evidencia un claro efecto negativo por parte del matorral, ya que estas familias se establecen mucho mejor fuera de su área de proyección. Estos resultados sugieren un proceso de competencia, el cual va incrementándose en la medida que aumenta el estrés hídrico (menor precipitación), de forma tal que se podría apoyar la hipótesis de Tielborgüer y Kadmon (2000) Tielbroguer y Kadmon (2000) y los resultados del meta-análisis de Maestre *et al.* (2005).

Otros estudios llevados a cabo en sistemas mediterráneos apoyan nuestros resultados, al mostrar que la cobertura de este grupo de familias es mayor cuando las condiciones ambientales son mas estresantes y, por tanto, aumenta, por ejemplo, fuera de la copa de los árboles y en la orientación sur (Rico y Puerto, 1988-1989). Adicionalmente Tielborguer y Kadmon (2000), trabajando con especies de las familias *Asteraceae*, *Polygonaceae* y *Geraniaceae*, en un sistema árido, reportaron competencia, con el incremento del estrés abiótico, lo que sugiere que el matorral tuvo un efecto negativo en la disponibilidad del agua. Sin embargo, otros estudios reportan mayores coberturas bajo el matorral que en sitios abiertos evidenciando un efecto positivo de las leñosas (Rodríguez-Echeverría y Pérez Fernández, 2003; Greenlee y Callaway, 1996).

Es posible que nuestros resultados se deban al hecho de que las especies pertenecientes a “otras familias” se vean relegadas por las principales familias y, por tanto, encuentran una mejor expansión fuera de la influencia del matorral y tipo de comunidad oligotrófica. Además, como se ha visto en otros estudios, la interacción

entre dos especies no conlleva una coexistencia estable y sí una dominancia del mejor competidor para cada condición ambiental (Zavala & Bravo de la Parra, 2005).

V.2.7. Biomasa de las principales familias.

Por lo que se refiere ya al efecto del matorral sobre la biomasa de las principales familias de herbáceas, nuestros resultados revelaron un incremento de la **biomasa de gramíneas** cuando las condiciones de humedad son mejores, es decir, en el tipo de comunidad eutrófica y en el tipo de comunidad oligotrófica en la posición 1, bajo la cubierta del matorral. Además, el matorral parece ejercer un efecto positivo más claro en el tipo de comunidad con menor disponibilidad de agua edáfica. Estos resultados apoyan la hipótesis de Bertness y Callaway (1994).

Otros estudios llevados a cabo en sistemas áridos y semiáridos obtuvieron también para la biomasa de gramíneas los mayores valores bajo la cubierta tanto de árboles (Knoop y Walter, 1985; Puerto y Rico, 1996) como de matorrales (Rodríguez-Echeverría y Pérez-Fernández, 2003). También Armas y Pugnaire (2005), evaluando en un ambiente semiárido el efecto del matorral *Cistus clusii* sobre la gramínea *Stipa tenacísima*, hallaron un efecto positivo del matorral, el cual fue atribuido a la disponibilidad de agua y mayor cantidad de nutrientes que hay debajo de su cubierta. Otros estudios, sin embargo, explican el efecto en términos de las propiedades del suelo y la intensidad de las lluvias (Knoop y Walter, 1985). Algunos autores encuentran este efecto positivo sobre las gramíneas, pero aseveran que la respuesta depende de la especie facilitadora (Pugnaire *et al.*, 2004) y la especie facilitada (Choler *et al.*, 2001).

No obstante, también hay estudios que no hallan facilitación sobre esta familia. Fernández *et al.* (2007), trabajando en un clima mediterráneo, encontraron que el *Pino ponderosa* en periodos secos ejercía un efecto negativo sobre *Festuca pallezensis*, lo cual fue atribuido a la competencia entre ambas especies por agua. Diversos otros trabajos también revelan una fuerte competencia entre matorrales y pastos, suprimiendo incluso por completo en algunos casos el matorral a las gramíneas, a través de una reducción considerable del nitrógeno disponible en el suelo y la luz (Köchy y Wilson, 2000; Lett y Knapp, 2003).

La explicación a nuestros resultados podría hallarse en el hecho bien sabido de que la presencia de las gramíneas se correlacionan de forma positiva con el nitrógeno (Dealdana, 1996), el cual tiende a ser obtenido a partir de la cercanía al matorral. Una

función de los matorrales de leguminosas es ser fijadores de nitrógeno, acción que contribuye al enriquecimiento del suelo y, por consiguiente, favorece a las herbáceas asociadas a él, limitadas generalmente por la deficiencia de nutrientes, entre ellos, fundamentalmente el nitrógeno (Fernández-Santos, 1991). La ausencia de efecto por parte del matorral sobre la biomasa de gramíneas en la comunidad eutrófica vendría dada, entonces, por la mayor riqueza del suelo en este tipo de comunidad, la cual aportaría los requerimientos necesarios, en cuanto a agua y nutrientes se refiere (Pugnaire *et al.*, 2001; Broker, 2006; Michalet, 2007), como para permitir el establecimiento de esta familia a lo largo de las diferentes posiciones sin que se presenten cambios significativos. Este resultado, sugiere, además, una ausencia de competencia con otras especies debido a la riqueza del suelo, pudiéndose, por tanto, establecerse de igual manera tanto debajo como fuera de la influencia del matorral. Por otra parte, la mayor capacidad de retención de agua de este tipo de comunidad permite obtener mayores valores de biomasa que en el tipo de comunidad oligotrófica.

El efecto del matorral sobre la comunidad herbácea, a nivel de biomasa, cambia, sin embargo, cuando las especies consideradas pertenecen al grupo de las **leguminosas**, para las que se aprecia una mayor cantidad de biomasa verde en el tipo de comunidad eutrófica, pero fuera de la influencia del matorral, de lo que se desprende un efecto negativo por parte de la leñosa en este tipo de comunidad. Este efecto no se aprecia, sin embargo, en el tipo de comunidad oligotrófica y las diferencias entre los dos tipos de comunidades desaparecen en las posiciones bajo la cubierta del matorral. El efecto del matorral pasa, entonces, de ser negativo a neutro al aumentar el estrés hídrico (por diferencias edáficas) contradiciendo la hipótesis de Bertness y Callaway (1994).

Algunos autores han obtenido un efecto negativo (competitivo) de diversas especies leñosas o herbáceas sobre la biomasa de leguminosas o de una leguminosa en particular. Así, Kikvidze *et al.* (2006) trabajando en un clima húmedo templado, hallaron competencia entre las plantas vecinas y *Trifolium ambiguum* en las condiciones más húmedas. Por otra parte, Rodríguez-Echeverría y Pérez Fernández (2003), en un estudio en un clima mediterráneo, encuentran en los meses de marzo y mayo más leguminosas debajo del matorral que fuera. Sin embargo, en el mes de junio ocurre lo contrario. Si se tiene en cuenta que nuestros datos fueron tomados durante el mes de junio, entonces nuestros resultados coinciden con lo hallado por ellos.

La escasa biomasa obtenida en nuestro estudio en condiciones desfavorables revela que esta familia, aunque puede crecer en sitios abiertos (Tziella *et al.*, 2006; Martínez-Ruiz y Marrs, 2007), sí que requiere de un cierto nivel de riqueza a nivel del sustrato que le garantice su supervivencia. Es posible, además, que pueda existir una competencia entre leguminosas y gramíneas bajo la cubierta del matorral específicamente en el tipo de comunidad eutrófica, debido a la abundancia de recursos o incluso por agua en el suelo, el cual puede convertirse en un factor excepcional en la interacción de los efectos negativos y positivos de la leñosa con la vegetación herbácea subyacente (Moreno, 2008). Adicionalmente, estos resultados se deben probablemente también a la capacidad para absorber nitrógeno atmosférico (Temperton *et al.*, 2007) por parte de las leguminosas, para lo cual requieren sitios abiertos y, por tanto, su localización bajo el matorral puede resultar una desventaja competitiva por luz (Puerto y Rico, 1996).

El estudio de Zavala y Bravo de la Parra (2005), llevado a cabo en bosques mediterráneos, demuestra que las plantas pueden optimizar el uso del agua alcanzando equilibrios funcionales, de tal modo que el gasto de agua es ajustado en función de la disponibilidad de este recurso en el suelo. En este sentido, la maximización de la eficiencia en el uso del agua puede ser una estrategia válida para el establecimiento de plantas fuera del matorral, ya que debajo, donde hay agua, el hecho de ahorrarla no resulta una estrategia tan útil. Posiblemente, estas puedan ser las estrategias que utilizan las leguminosas para lograr establecerse mejor en un tipo de comunidad más rica y fuera de la influencia del matorral, pero a este respecto se requieren estudios adicionales.

Por lo que se refiere a la biomasa de **compuestas**, nuestra investigación arroja valores más altos en condiciones más húmedas (tipo de comunidad eutrófica), y un efecto neutro del matorral sobre esta familia, puesto que su biomasa tendió a ser igual en las diferentes posiciones consideradas respecto al matorral. Nuestros resultados para esta familia de nuevo contradecirían la hipótesis de Bertness y Callaway (1994).

Rodríguez-Echeverría y Pérez-Fernández (2003), también en los meses de mayo y junio vieron que las compuestas presentaban una biomasa igual tanto debajo del matorral como fuera de él.

Aunque la bibliografía disponible a este respecto es escasa, es posible que las características físicas de estas plantas les permitan comportarse de forma indiferente

ante la presencia del matorral y sólo se aprecia una mayor cobertura de estas plantas en el tipo de comunidad eutrófica que en la oligotrófica que, como es lógico, se atribuiría a la mayor capacidad de retención de agua de la primera. Es obvio, no obstante, que se requieren estudios que permitan profundizar en este aspecto.

La respuesta, en términos de biomasa, a la presencia del matorral del grupo al que hemos llamado “**otras familias**”, en el tipo de comunidad oligotrófica, es claramente negativa en la posición 1, mientras que en tipo de comunidad eutrófica no hay un efecto claro. Este grupo, al contrario de las familias anteriores, desarrolla una mayor biomasa en la comunidad oligotrófica que en la eutrófica, excepto en la posición 1 bajo la cubierta. Este resultado, que tampoco apoya la hipótesis planteada por Bertness y Callaway (1994), surge posiblemente como consecuencia de la alta competencia bajo el matorral, principalmente por el recurso agua y nutrientes, por parte de las gramíneas, las cuales desplazan a otras especies (De Luis Calbuig 1992; Pugnaire *et al.*, 2001; Zavala & Bravo de la Parra, 2005). En general, las leguminosas leñosas que crecen en climas secos pueden incrementar el contenido de nutrientes y facilitar el crecimiento de plantas bajo su cubierta (Rodríguez-Echeverría y Pérez-Fernández, 2003). Werkman y Callaghan (1999) proponen que la conducta competitiva de las gramíneas puede ser atribuida a la riqueza de nitrógeno y materia orgánica bajo la planta, hipótesis apoyada en sistemas mediterráneos por Rodríguez-Echeverría y Pérez-Fernández, (2003), quienes al obtener similares resultados a los nuestros tanto en gramíneas como en “otras familias”, aseveran que la diferencia de biomasa hallada en las diferentes familias tanto debajo como fuera del matorral así lo demuestran. Por otra parte, nuestros resultados ponen de manifiesto que las interacciones planta-planta pueden cambiar en el espacio ya que en el tipo de comunidad eutrófica el matorral no ejerció efecto alguno sobre la biomasa de este grupo de familias. Hallazgos similares han sido reportados en sistemas de dehesa (Puerto y Rico, 1996).

V.2.8. Diversidad y sus componentes

Nuestros resultados muestran que la leñosa ejerce efecto negativo significativo sobre la **diversidad** de la comunidad herbácea en los extremos del gradiente estudiado (comunidad eutrófica—año húmedo y comunidad oligotrófica—años seco y muy seco), aunque no se observa un efecto positivo sobre ella, sino más bien la ausencia de efecto,

para los niveles intermedios de estrés hídrico. Estos resultados apoyan la hipótesis de Maestre y Cortina (2004), según la cual en ambos extremos del gradiente de estrés ambiental predominan interacciones de competencia. No obstante, si consideramos únicamente los niveles bajo e intermedio de estrés ambiental de nuestro gradiente (años húmedo y seco), el paso de un efecto negativo a neutro de la leñosa sobre la diversidad de herbáceas estaría de acuerdo con las previsiones de Bernets y Callaway (1994). Por el contrario, otros estudios demuestran la importancia de la facilitación para incrementar la diversidad en niveles intermedios de severidad ambiental (Hacker y Bertness, 1999); si bien en nuestro estudio no encontramos facilitación en los niveles intermedios del gradiente de estrés hídrico, sí se reduce el efecto negativo asociado con los extremos del mismo. Por su parte, Michalet *et al.* (2006) sugieren que la facilitación incrementa la diversidad al aumentar el estrés ambiental desde niveles medios a altos, debido a que se amplía el rango de especies competitivas intolerantes al estrés dentro de condiciones físicas duras (como discuten Bruno *et al.*, 2003; y demuestran Choler *et al.*, 2001), pero que cuando las condiciones ambientales se hacen extremadamente severas los efectos positivos de los benefactores disminuyen y la diversidad se reduce, indicando que las interacciones bióticas dan forma a ambos lados de la curva jorobada de la diversidad.

Hay estudios que relacionan la xericidad con altos valores de diversidad (Ferrer *et al.*, 2001) siendo, por el contrario, la diversidad baja cuando los suelos tienen alta disponibilidad de agua y son ricos en nutrientes (Puerto y Rico, 1992). Esto concuerda con lo encontrado en otros estudios que demuestran que cuando el estrés es bajo, la diversidad de las especies es baja, ya que las especies mas dominantes monopolizan los recursos, como el nitrógeno (Broker, 2006), y excluyen a otras especies (Hacker y Gaines, 1997; Ferrer *et al.*, 2001).

Puerto *et al.* (1989b) encuentran una diversidad de Shannon menor bajo la influencia del arbolado que en los espacios abiertos, pero encuentran la mayor diversidad en el borde, aunque con desviaciones respecto a la tendencia central en algunas parcelas de estudio. Diez *et al.* (1992) encuentran influencia negativa de árboles de la Península Ibérica sobre la diversidad de la comunidad herbácea, registrándose mayores valores de diversidad en los claros que en las zonas arboladas.

Las tendencias descritas para la diversidad de Shannon se explican en mayor medida por los cambios en la riqueza de especies, aunque existen algunas peculiaridades que merecen ser comentadas. En cuanto a la **riqueza** nuestros resultados muestran un efecto negativo significativo del matorral bajo su cubierta, en las condiciones de menor estrés hídrico, (año húmedo en ambos tipos de comunidad) y, sobre todo, en el año seco comunidad oligotrófica. No obstante, en las condiciones de mayor estrés hídrico (año muy seco) no se detecta este efecto negativo. Considerando todo el gradiente ambiental descrito en nuestro estudio, nuestros resultados apoyarían la hipótesis de (Bertness y Callaway, 1994), según la cual los efectos positivos prevalecen sobre los negativos al aumentar el estrés ambiental; a pesar de no haber encontrado efecto facilitador de *Cytisus multiflorus* sobre la riqueza de especies al aumentar el estrés ambiental, sí que desaparece el efecto negativo. Por otro lado, el hecho de que el efecto negativo de la leñosa sobre la riqueza de especies sea mayor el año seco en la comunidad oligotrófica que en el año húmedo (menor estrés hídrico), en ambas comunidades, apoyaría a Tielbrogue y Kadmon (2000) y los resultados de Maestre *et al.*, (2005), los cuales dicen que el efecto negativo aumenta con la menor disponibilidad de recursos.

Otro resultado de nuestro estudio que merece ser destacado es la existencia de efecto de borde de la leñosa sobre la riqueza de herbáceas el año húmedo, de forma más marcada en el tipo de comunidad eutrófica. Por lo tanto, analizando exclusivamente para el año húmedo el gradiente ambiental determinado por la leñosa (desde el tronco hacia los espacios abiertos) encontramos mayor riqueza en el borde de influencia de la leñosa y menor en ambos extremos del gradiente (bajo y fuera de la influencia de ésta). La mayor riqueza en y cerca de los bordes, considerados como zonas de transición o “ecotonos” donde coexisten diferentes condiciones ambientales, ha sido referenciada por numerosos autores (por ejemplo, Shmida y Wilson, 1985; Benayas y Scheiner, 2002). Pero en el contexto de las hipótesis del gradiente de estrés, este resultado estaría de acuerdo con las predicciones de Hacker y Bertness (1999) sobre la importancia de la facilitación sobre el aumento de diversidad para niveles intermedios de severidad ambiental (en nuestro caso las condiciones de la zona de borde).

Si comparamos este resultado con los de otros autores, encontramos que también Maraón (1986) encuentra menor riqueza bajo la influencia del arbolado y la mayor en el borde, en pastos adhesados de encina en un ambiente mediterráneo. Sin embargo,

Puerto *et al.* (1989) observan diferencias significativas según el sector estudiado (erosión, transporte, depósito), siendo menos frecuente el efecto de borde en el sector de depósito. Este resultado de Puerto *et al.* (1989) estaría de acuerdo con el hecho de que en nuestro estudio el efecto de borde sea más marcado en el tipo de comunidad oligotrófica que en la eutrófica; comunidades que podrían ser comparables con los sectores de erosión y depósito considerados por Puerto *et al.* (1989). Además, la disminución-desaparición del efecto de borde en el sector de depósito confirmaría las apreciaciones de Montoya (1982) y de Puerto *et al.* (1989) sobre el mayor efecto del arbolado en relación con la severidad ambiental.

V.2.9. Síntesis

Es sabido que en ecosistemas áridos y semiáridos tanto los árboles como los matorrales pueden ejercer una influencia importante sobre la comunidad herbácea subyacente (Puerto y Rico, 1996; Puerto 1997), puesto que actúan como “islas de fertilidad” que mejoran las condiciones microambientales (Broker *et al.*, 1998; Facelly y Temby, 2002) propiciando, en relación con lo que pudiera darse fuera de la cubierta (Aguilera *et al.*, 1999), un incremento de la actividad biológica (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

En este estudio se observó un efecto positivo del matorral sobre las variables biomasa aérea total, cobertura total, cobertura de gramíneas, cobertura de compuestas y biomasa de gramíneas de la comunidad herbácea subyacente en las condiciones más extremas, es decir, en el año muy seco, tipo de comunidad oligotrófica. Como se ha reflejado en la literatura, el proceso de facilitación se expresa en la modificación de los modelos de distribución espacial de las plantas por parte del matorral a través del denominado efecto sombra, el cual reduce el estrés térmico (Franco y Nobel, 1989) y la pérdida de agua por transpiración (Moro *et al.*, 1997 a y b; Greenlee y Callaway, 1996; Holmgren *et al.*, 1997). Además, mejora la estructura del suelo y los procesos de infiltración bajo el matorral (Holmgren *et al.*, 1997; Holzapfel *et al.*, 2006), se presenta una mayor descomposición de materia orgánica bajo la cubierta (Pugnaire *et al.*, 1996; Pugnaire y Luque, 2001), y se da una concentración y reducción del agua lluvia mediante la copa (Haworth y McPherson, 1995; Aguiar y Sala, 1999; Pugnaire *et al.*, 2001; López-Pintor *et al.*, 2003) entre otros. Estos hallazgos apoyan la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness y Callaway (1994), la cual, como se ha mencionado anteriormente, predice una interacción de signo positivo cuando las condiciones de

estrés abiótico son mayores. Otros estudios llevados a cabo con matorrales, sin embargo, han detectado facilitación no bajo las condiciones más extremas, sino cuando los niveles de estrés eran mínimos (Tielbörger y Kadmon, 2000; Hastwell y Facelli, 2003; Goldberg y Novoplansky, 1997; Davis *et al.*, 1998; Oloffson *et al.*, 1999; Maestre *et al.*, 2004; Fernández *et al.*, 2007). De igual forma, tampoco nosotros detectamos siempre facilitación en las condiciones mas extremas de nuestro estudio, como fue el caso de la cobertura de gramíneas, cuyos valores revelaron facilitación en el año húmedo y tipo de comunidad eutrófica, es decir, en las mejores condiciones hídricas de este estudio.

En cualquier caso, es evidente que la leñosa no ejerce el mismo efecto sobre las distintas especies herbáceas que crecen debajo, lo que obedece a la distinta respuesta de las diversas familias a las modificaciones en las condiciones del suelo y en el microclima generadas por la leñosa, tal y como se ha visto en otros estudios (Fraser y Keddy, 2005), y a la arquitectura de la misma (Pugnaire *et al.*, 2004). Otros numerosos estudios han probado que las interacciones entre especies pueden ser de carácter específico y no generalizado (Callaway 1997; Olofsson *et al.*, 1999; Tielborguer y Kadmon 2000; Pugnaire *et al.*, 2004; Brooker, 2006; Miriti, 2007) y además variar en el tiempo y en el espacio (Aguar y Sala 1994; Belsky, 1994; Callaway y Walker, 1997; Goldberg y Novoplansky 1997; Schenk *et al.*, 2003; Miriti, 2007; Sthultz *et al.*, 2007). Las distintas respuestas indican, además, que las interacciones entre especies pueden jugar un papel importante en la organización y dinámica de la distribución espacial de las plantas (Puerta-Piñeros *et al.*, 2006). Estudios sobre la interacción de especies arbóreas con la comunidad herbácea subyacente en sistemas mediterráneos (Moreno, 2008) o en sistemas de dehesa (Puerto, 1992) así lo corroboran.

Evidentemente, nuestro estudio encuentra las dos posiciones opuestas, la hipótesis de Bertness y Callaway (1994) con la de Tielborguer y Kadmon (2000) y los resultados del meta-análisis de Mestre *et al.*, (2005) si se trabaja a nivel de grupo funcional, es decir a nivel de familias como gramíneas o leguminosas, o si se trabaja con los estimadores biomasa o cobertura, ya que la valoración del estrés abiótico puede cambiar de acuerdo con el estimador (Hastwell y Facelli, 2003; Maestre *et al.*, 2005). A nivel de biomasa, detectamos facilitación bajo las peores condiciones, lo que parece apoyar la hipótesis de estrés abiótico formulada por Bertness y Callway (1994). Sin embargo, si

trabajamos con cobertura, nuestros resultados apoyan las dos posiciones contrarias, lo que se debe a que la cobertura total está influenciada por la cobertura de las dos familias principales, mientras que la biomasa depende de varias familias, las cuales muestran requerimientos ambientales diferentes y no responden de igual manera al estrés abiótico. Por tanto, no hay razón para esperar que diferentes estimadores del funcionamiento de las plantas respondan de forma similar a la facilitación y a la competencia (Goldberg *et al.*, 1999; Hastwell y Facelli, 2003).

En función de nuestros resultados, parece claro que el matorral establece una segregación espacial entre las diferentes familias, especialmente entre gramíneas con leguminosas y “otras familias” es decir, las gramíneas se establecen bajo la cubierta de la leñosa y las leguminosas y “otras familias” fuera de ella. Esto se debe por un lado a que las gramíneas pueden competir preferentemente cuando la disponibilidad de agua es mayor (Pugnaire *et al.*, 2001), es decir, cuando los suelos son profundos, poco pedregosos, llegando a establecer una exclusión competitiva y a dominar sobre las otras especies (Ferrer *et al.*, 2001). Esta apreciación se confirma ya que se sabe que las leguminosas tienen una desventaja competitiva respecto a las gramíneas en suelos fértiles (Tziella *et al.*, 2006), resultado que ha sido apoyado en otros estudios (Wilson y Tilman, 1993). Espigares *et al.*, (2004) recientemente han expresado una opinión similar, las probables condiciones de mayor disponibilidad de agua y menor insolación bajo el matorral, favorecen a especies que compiten mejor en condiciones húmedas y desplazan a las leguminosas que son malas competidoras, pero se establecen bien en condiciones adversas o con alto estrés gracias al rizobium (Espigares *et al.*, 2004); contribuyendo con una porción sustancial de N al suelo (Choler *et al.*, 2001).

Aunque nuestro estudio no nos permite verificar experimentalmente los mecanismos exactos involucrado en el balance de las interacciones que permiten la predominancia de procesos como facilitación - competencia, y no hemos cuantificado la disponibilidad de agua, si creemos que lo hallado por otros investigadores puede ser extrapolable a nuestro caso. Por tanto creemos que las diferentes interacciones en los distintos años de muestreo son el resultado de la riqueza del tipo de comunidad, del microambiente generado por el matorral y además es específico para cada grupo funcional. No obstante, somos conscientes de que deben llevarse a cabo estudios posteriores tendientes a clarificar estos procesos en *Cytisus multiflorus*.

Con este estudio se realizan aportes a varios niveles ya que nosotros presentamos evidencia de los cambios producidos por el matorral a varios niveles como el temporal (tres años con diferente precipitación en primavera), espacial de dos formas diferentes a) local (los dos tipos de comunidades y b) a un nivel microambiental (distancia al matorral). Lo anterior permite trabajar con un estrés hídrico proporcionado por diferentes variables y no solo una como en la mayoría de estudios, lo que le confiere a este estudio un alto nivel de complejidad. Así mismo nuestros resultados evidencian que el matorral genera una heterogeneidad a nivel de especies, la cual es visible a nivel diversidad, riqueza y equitatividad, cobertura de las principales familias. Esto puede resultar de gran importancia a nivel de conservación y manejo de este tipo de ecosistemas.

Por otra parte esta investigación fue llevada a cabo con una especie de matorral, que aunque es dominante en el cuadrante NW de la península Ibérica solo ha sido estudiada por nuestro grupo de investigación y su función dentro de los sistemas salmantinos es aún en su mayoría desconocida. Por tanto los resultados obtenidos nos permiten conocer un poco mejor el papel que desarrolla esta especie y su importancia no solo a nivel ecológico, sino a nivel ganadero. Así mismo la gran mayoría de estudios sobre las interacciones entre especies (competencia-facilitación) se ha llevado a cabo en sistemas áridos o semiáridos, sin embargo, en ambientes sub-húmedos este es el primer reporte. Este hecho nos da la oportunidad de probar si las hipótesis mas reconocidas en este tema, son extrapolables a este tipo de ambientes y así comprobarlos en un rango climático diferente y mas amplio.

V.3. EFECTO SOBRE LA BIOMASA VERDE

Nuestros resultados de **biomasa verde total** en valores absolutos no revelan que bajo el matorral aumente claramente la cantidad de biomasa verde, en ningún tipo de comunidad. Por lo que se refiere a los valores relativos, los resultados deben tratarse con cautela, ya que los datos pueden dar una idea errónea del efecto del matorral generado por el comportamiento de las diferentes familias. Esto se debe a que en el tipo de comunidad oligotrófica los resultados dependen en gran medida de las gramíneas, familia cuya biomasa se ve favorecida bajo la cubierta del matorral y que en las fechas de toma de datos ya se encontraba en fase avanzada de secado. No obstante, los porcentajes dependen también del grupo “otras familias”, que contribuye principalmente

a la biomasa en las posiciones externas y que en las fechas de toma de datos apenas habían comenzado a secarse. Estos resultados contradicen la impresión visual que tuvimos al momento de la colección de las muestras, puesto que en la comunidad oligotrófica debajo del matorral se observó una corona verde. Este efecto viene dado por las gramíneas, las cuales al tener una mayor altura pueden recoger mejor el estrato alto superior, mientras que las compuestas y “otras familias” tienen una forma de crecimiento diferente ya que en su mayoría son especies que crecen a ras del suelo y de pequeño tamaño. En el tipo de comunidad eutrófica la presencia del matorral no ejerce ningún efecto sobre la biomasa verde total.

A nivel de familias, tanto en valores absolutos como en relativos, nuestro estudio revelaba mayor cantidad de **biomasa verde de gramíneas** bajo las condiciones de humedad más favorables, es decir, en el tipo de comunidad eutrófica y en el tipo de comunidad oligotrófica bajo la cubierta del matorral. Además, a pesar de que en el momento de la toma de datos la biomasa de gramíneas ya se había empezado a secar, el matorral permite una prolongación de la biomasa verde en el tiempo en los dos tipos de comunidad, siendo más claro este efecto en el tipo de comunidad con menor disponibilidad de agua edáfica. Nuestros resultados ponen de manifiesto que las gramíneas son especies más susceptibles a las altas temperaturas y además requieren de cierto nivel de nutrientes y agua en el suelo para su subsistencia y, por tanto, en una comunidad oligotrófica son las primeras en verse afectadas por las inclemencias del tiempo, aportando la mayor cantidad de biomasa seca al sistema.

Por lo que respecta a la **biomasa verde de leguminosas**, las cifras en valores absolutos evidencian que la mayor cantidad de biomasa verde de leguminosas se obtiene en el tipo de comunidad eutrófica, pero fuera de la influencia del matorral, poniendo de manifiesto un efecto negativo por parte de la leñosa en este tipo de comunidad. Este efecto no se apreciaba en el tipo de comunidad oligotrófica y las diferencias entre los dos tipos de comunidades desaparecían en las posiciones bajo la cubierta del matorral. El efecto del matorral pasa de ser negativo a neutro al aumentar el estrés hídrico (por diferencias edáficas). Sin embargo, al evaluar los datos en valores relativos, se aprecia un efecto positivo (aunque sin significación estadística) de la leñosa, en cuanto a prolongación en el tiempo de la bioma verde se refiere, en el tipo de comunidad oligotrófica, efecto que, sin embargo, no se aprecia en el tipo de comunidad eutrófica.

Estos resultados ponen de manifiesto que, aunque esta familia se desarrolle mejor en espacios abiertos (Puerto, 1997), también requiere de un cierto nivel de riqueza y humedad en el suelo para su subsistencia. Es así como en un tipo de comunidad eutrófica las leguminosas tiene un desarrollo normal, es decir, se localizan principalmente fuera del matorral. Sin embargo, cuando las condiciones ambientales empeoran, esa cierta calidad que necesitan para su mantenimiento la encuentran bajo la cubierta del matorral, ya que fuera las más altas temperaturas hacen que las plantas de esta familia se sequen mas pronto.

En cuanto a **las compuestas**, su biomasa verde es mayor en condiciones más húmedas (tipo de comunidad eutrófica), no detectándose un efecto significativo del matorral. Gran parte de la biomasa de esta familia estaba verde al momento de la toma de datos, lo que parece revelar que se trata de especies capaces de prevalecer por más tiempo verdes, debido a una mejor adaptación a las altas temperaturas y a este tipo de clima, desarrollando estrategias que les permiten sacar mayor provecho de los recursos existentes. Cabe la posibilidad de que el matorral pueda mantener por mas tiempo verde la biomasa de compuestas en este tipo de comunidad, si bien, debido al período en el que se efectuaron los muestros en este estudio, no fue posible corroborarlo. No obstante, en condiciones más secas (tipo de comunidad oligotrófica) puede que la leñosa tenga un cierto efecto positivo, pero los datos de los valores relativos de esta familia evidencian que el matorral no mantiene por mas tiempo verde la biomasa de compuestas puesto que ya se había empezado a secar bajo su cubierta.

Los valores absolutos de **biomasa verde de “otras familias”**, evidencian que este grupo, a diferencia de los ya mencionados, presenta mayor cantidad de biomasa verde en el tipo de comunidad oligotrófica y fuera de la influencia del matorral, es decir, en las condiciones más secas de este estudio. El efecto del matorral pasa de ser neutro a negativo al aumentar el estrés hídrico (por diferencias edáficas). El matorral mantiene por más tiempo la biomasa verde en “otras familias” en el tipo de comunidad eutrófica, no siendo evidente este efecto en el tipo de comunidad más pobre. No obstante, en cuanto al mantenimiento en el tiempo, los valores relativos no evidencian un efecto claro.

La bibliografía de la se dispone acerca de este tema tanto en gramíneas, leguminosas, compuestas y “otras familias” es casi inexistente y, en este sentido, los

resultados de nuestro trabajo constituyen un primer aporte. Este estudio, al mostrar que el matorral genera una distribución de especies que cambia con la precipitación, cobra importancia no sólo a nivel de conservación de especies sino a nivel ganadero, ya que se sabe que las gramíneas y leguminosas tienen el potencial de proveer cobertura en los veranos mediterráneos, cuando se aprecian altas temperaturas y baja precipitación, mientras que en estaciones frías las gramíneas son menos productivas (Gherbin *et al.*, 2007). Además, se sabe que estas son las familias con mayor aporte nutricional a nivel ganadero (Gherbin *et al.*, 2007). Por otra parte, recientemente, la literatura ha mostrado que los sistemas con presencia de leguminosas no sólo dan buenos resultados a nivel ganadero (Solter *et al.*, 2007), sino que también tienen importancia desde el punto de vista ambiental.

V.4. EFECTO DEL MATORRAL SOBRE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA.

V.4.1. Influencia de las condiciones ambientales

Los resultados sugieren que, en ambientes mediterráneos sub-húmedos, las condiciones ambientales particulares de cada zona, determinadas por la precipitación en primavera y el tipo de comunidad, influyen significativamente en la composición florística de la comunidad herbácea y tienen un efecto incluso más fuerte que la posición que ocupa la comunidad herbácea respecto a la leñosa.

La influencia del año de muestreo sobre la composición florística era de esperar, dada la reconocida importancia que la distribución irregular de la precipitaciones, tanto a lo largo del año (Madon y Médail, 1997) como entre años (Luis-Calabuig, 1992,), típica de ambientes mediterráneos, tiene en la dinámica de los pastizales de anuales (Puerto, 1992; Puerto y Rico 1996; Martínez-Ruiz y Marrs, 2007; Vázquez de Aldana *et al.*, 2008), como es el caso del área de estudio. La presencia de numerosas anuales en los pastizales mediterráneos se puede explicar por su carácter como especies tolerantes al estrés, más que como ruderales, tal como sugieren Madon y Médail (1997). Según estos autores el ciclo de las especies anuales está adaptado a las variaciones climáticas (macro y microclimáticas, como la sequía estival extrema) y no a la frecuencia de las perturbaciones (a no ser que la sequía estival sea considerada como una perturbación y no como estrés; aspecto que discuten en su artículo). Por ello en ambientes xéricos, las anuales (pterófitos) deberían ser consideradas como tolerantes al estrés siguiendo la

hipótesis de Raunkiaer (1934), mientras que en hábitats productivos deberían ser consideradas como ruderales de acuerdo con la teoría de Grime (1977).

El tipo de comunidad también resulta ser importante, aunque su influencia no es igualmente evidente en los tres años de muestreo; parece ser más patente en el año más seco de los tres considerados en este estudio. Probablemente, en el año con menores precipitaciones en primavera (año muy seco), la disponibilidad hídrica para las plantas se vea mucho más condicionada, que en años mejores, por la capacidad de retención de humedad de los suelos (López Pintor *et al.*, 2003; Vázquez de Aldana *et al.*, 2008), determinada en este estudio por el tipo de comunidad. Por eso las diferencias en composición florística debidas al tipo de comunidad se hacen más patentes dentro del año con menores precipitaciones en primavera (año muy seco). Por otro lado, el DCA global pone de manifiesto el gradiente de humedad determinado por la influencia conjunta del año y tipo de comunidad, si no consideramos el año muy seco, en el que parece ser mas marcada la influencia del tipo de comunidad. De forma que se observan composiciones florísticas próximas entre la comunidad eutrófica del año seco y la oligotrófica del húmedo, como situaciones intermedias de disponibilidad hídrica entre los extremos peor (año seco comunidad oligotrófica) y mejor (año húmedo comunidad eutrófica)(Condit *et al.*, 2004).

La influencia conjunta de la diferente precipitación en primavera y de la diferente capacidad de retención de humedad de los suelos determina que haya especies exclusivas de cada combinación de año y tipo de comunidad (Tabla V.4.1.1). Sin embargo, únicamente en el caso del año húmedo se observan diferencias en los rasgos de las especies exclusivas de cada tipo de comunidad, en relación al estrés hídrico; la mayoría de las especies exclusivas de la comunidad eutrófica son de hojas glabras, mientras que en la comunidad oligotrófica predominan las pelosas (Díaz Barradas *et al.*, 1999; López-Pintor, 2001; Jauffret y Lavorel, 2003)

Finalmente, dentro de cada combinación de año y tipo de comunidad, se observa una clara influencia de la leñosa sobre la composición florística de la comunidad herbácea, generando un gradiente de condiciones ambientales que juega un papel importante en la distribución de las abundancias de las especies que estructuran la comunidad estudiada, y que se sintetizan en el apartado siguiente de la discusión.

Nuestros resultados sugieren, por tanto, la existencia de cambios a una pequeña escala espacial (posición de la comunidad herbácea respecto de la leñosa), donde las interacciones planta-planta dependen de cómo la leñosa modifique el ambiente. Algunos autores mencionan que los matorrales pueden proporcionar condiciones edáficas y microclimáticas que favorecen la supervivencia y crecimiento de las plántulas (Zamora *et al.*, 2001 a y b). Pero también son capaces de modificar las características biológicas y físico químicas del suelo a través del aporte de materia orgánica (López Pintor, 2001), generando un sustrato más húmedo (Callaway, 1995; Maestre *et al.*, 2003 a y b; Pugnaire *et al.*, 2004), compacto y rico en nutrientes (Moro *et al.*, 1997). Estos cambios en el ambiente determinados por la leñosa influyen en la distribución de las especies, que responden a ellos a través de sus caracteres funcionales que cambian a lo largo del gradiente definido por la posición que ocupa la comunidad herbácea respecto de la leñosa (Rico y Puerto, 1988-1989; López-Pintor *et al.*, 2003; Rodríguez-Echeverría y Pérez Fernández 2003).

Tabla V.4.1.1. Especies exclusivas de cada combinación de año y tipo de comunidad. Marcadas con un asterisco aparecen las que están presentes en ambos tipos de comunidad.

	COMUNIDAD EUTRÓFICA	COMUNIDAD OLIGOTRÓFICA
AÑO HÚMEDO	<i>Anthoxantum aristatum</i> , <i>Brassica barrelieri</i> , <i>Bromus sterilis</i> <i>Corrigiola telephiifolia</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Ornithopus compressus</i> <i>Silene portensis</i>	<i>Agrostis delicatula</i> , <i>Bromus tectorum</i> , <i>Corynephorus divaricatus</i> , <i>Micropyrum tenellum</i> , <i>Molineriella laveis</i> , <i>Logfia gallica</i> , <i>Juncus capitatus</i> , <i>Veronica arvensis</i>
AÑO SECO	<i>Avena sterilis</i> , <i>Chamaemelum mixtum</i> *, <i>Dactilis glomerata</i> , <i>Daucus carota</i> , <i>Erodium ciconium</i> , <i>Hypochoeris glabra</i> *, <i>Linum bienne</i> , <i>Muscari comosum</i> , <i>Sanguisorba minor</i> <i>Silene gallica</i> , <i>Silene scabriflora</i> , <i>Spergularia pentandra</i> , <i>Taeniatherum caput-medusae</i> , <i>Thapsia villosa</i> , <i>Trifolium angustifolium</i> , <i>Vicia lutea</i> , <i>Vicia sativa</i>	<i>Arnoseris minima</i> , <i>Crassula tillada</i> , <i>Eryngium tenue</i> , <i>Hispidella hispanica</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>Lavandula stoechas</i> , <i>Linaria incarnata</i> , <i>Moenchia erecta</i> , <i>Molineriella laevis</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Ononis spinosa</i>
AÑO MUY SECO	<i>Briza media</i> , <i>Holcus lanatus</i> <i>Ornithopus pinnatus</i> , <i>Petrorhagia prolifera</i> , <i>Plantago lanceolata</i> <i>Teesdalia nudicaulis</i>	<i>Parentucellia latifolia</i> , <i>Spergularia rubra</i>

V.4.2. Respuesta individual de las especies

Aunque tanto la distinta precipitación en primavera de los tres años de muestreo, como el tipo de comunidad (eutrófica, oligotrófica) tienen una influencia clara en la respuesta individual de las especies, es posible encontrar algunos patrones generales de respuesta en relación con el gradiente generado por la leñosa si se consideran algunos rasgos o caracteres funcionales de las especies.

El mayor número de especies cuya abundancia no parece verse afectada por la influencia de la leñosa (modelo I de HOF) se registra en el año seco y el menor en el muy seco. La mayoría son pterófitos, independientemente del año de muestreo y del tipo de comunidad. Como ya se comentó anteriormente, la presencia de numerosas anuales en los pastizales mediterráneos se debe a su carácter de especies tolerantes al estrés, más que de ruderales (Madon y Médail, 1997). Únicamente una especie leñosa muestra el modelo I de HOF; es el caso de *Lavandula stoechas* en la comunidad oligotrófica el año seco. Este resultado parece estar de acuerdo con la tendencia de las leñosas a establecerse más fácilmente bajo condiciones ambientales moderadas, y peor en ambientes extremos como los muy secos o muy húmedos (Prach & Pyšek 1994).

Si bien la mayoría de las especies que muestran modelo I son pterófitos, se observa un incremento del número de hemicriptófitos: 1) el año húmedo, al pasar de condiciones oligotróficas a eutróficas; y 2) dentro del tipo de comunidad eutrófica, al aumentar la precipitación en primavera (especialmente entre los años muy seco y seco). Por tanto, parece que los hemicriptófitos en el área de estudio se ven favorecidos por las condiciones de menor estrés hídrico como son las que se dan en la comunidad eutrófica el año húmedo. Este resultado no se contradice con el hecho de que los hemicriptófitos tengan sistemas radiculares largos que, a menudo, les permiten extraer el agua de zonas más profundas durante el periodo de sequía estival (Down, 1973), lo que les confiere una ventaja para establecerse con éxito en ambientes estresados. Posiblemente, esta aparente contradicción se deba a que dentro del gradiente de estrés considerado en este estudio incluso las condiciones mejores (comunidad eutrófica, el año húmedo) deberían considerarse como extremas. De hecho porcentajes similares de hemicriptófitos que en la comunidad eutrófica el año húmedo, se encuentran en el año seco en ambos tipos de comunidad (44%).

Finalmente es interesante destacar que ninguna leguminosa sigue el modelo I de HOF en el tipo de comunidad oligotrófica el año seco, y ninguna gramínea sigue dicho modelo en el tipo de comunidad oligotrófica el año muy seco.

Las especies con mayor cobertura bajo la influencia de la leñosa (modelo de HOF II con tendencia decreciente) son en su mayoría hemicriptófitos, disminuyendo su número en relación a los pterófitos en el año con menor precipitación en primavera (año muy seco). De nuevo parece que los hemicriptófitos en el área de estudio se ven favorecidos por las condiciones de menor estrés hídrico como supuestamente son las que se dan bajo la influencia de la leñosa. Predominan las especies glabras con crecimiento vertical o en todas direcciones y preferencia por ambientes húmedos o indiferentes al hábitat. Más de la mitad de las especies de este grupo son gramíneas, aunque también hay otras familias bien representadas como compuestas (especialmente bajo las mejores condiciones hídricas: año húmedo y tipo de comunidad eutrófica) y rosáceas, mientras que ninguna leguminosa parece verse favorecida por la leñosa.

Otros estudios también encuentran mayor cobertura de gramíneas bajo la cubierta de la leñosa (Pugnaire *et al.*, 1996; Moro *et al.*, 1997). En parte, podríamos explicar el efecto facilitador de *Cytisus multiflorus* sobre las gramíneas, a través de su efecto favorable sobre la disponibilidad de agua, dirigiéndola hacia arriba a través de las raíces, como se ha visto para otras especies de matorral (Haase *et al.*, 1996). Esto contribuiría a mantener un estatus hídrico más alto bajo la leñosa que favorecería el establecimiento de las gramíneas, especies que requieren un alto contenido de agua para su desarrollo (Michalet, 2007). Pero también es sabido que las gramíneas requieren un contenido suficiente de nutrientes en el suelo (Callaway *et al.*, 1991; Maestre *et al.*, 2005; Armas y Pugnaire, 2005), entre ellos el nitrógeno que puede ser facilitado por la leñosa al ser leguminosa. También una mejora de las condiciones ambientales en relación a la temperatura (Franco y Nobel, 1989) podría explicar su mayor abundancia bajo la leñosa.

En cuanto al efecto favorable de *C. multiflorus* encontrado en nuestro estudio sobre la cobertura de compuestas en las condiciones de mayor humedad (año húmedo, tipo de comunidad eutrófica), estaría de acuerdo con los resultados de Tielborguer y Kadmon (2000), quienes sólo observan facilitación sobre dicha familia con el aumento

de la precipitación. Dichos autores sugieren que el matorral parece tener un efecto negativo sobre la disponibilidad del agua para las compuestas y otras familias (poligonáceas, geraniáceas) debido a la intercepción del agua de lluvia durante un periodo de sequía pronunciada, lo que explicaría su efecto facilitador únicamente bajo las mejores condiciones hídricas. Se debe tener en cuenta, no obstante, que su estudio se llevó a cabo en una zona desértica y que, además, el año de toma de datos fue excepcionalmente seco. Esto supone que dicho estudio fue llevado a cabo en condiciones más severas que el nuestro, llevado a cabo en un ambiente sub-húmedo. Nuestros resultados apoyan la afirmación de que la mayor disponibilidad hídrica es un factor clave en el proceso de facilitación, pero no muestran procesos de competencia entre el matorral y las compuestas. Esto nos lleva a pensar que la intercepción de agua por parte de *Cytisus multiflorus* no genera un efecto negativo y que, en nuestro caso, el matorral ejerce un efecto facilitador relacionado con la disponibilidad de agua y nutrientes bajo su cubierta.

Todas las especies con menor cobertura bajo la influencia de la leñosa (modelo de HOF II con tendencia creciente) son pterófitos en el año húmedo, mientras que en los años seco y muy seco aparecen también algunas herbáceas perennes en las comunidades eutróficas, y una leñosa el año seco en la comunidad oligotrófica. Curiosamente, ninguna especie muestra este modelo en las peores condiciones de estrés hídrico de nuestro estudio (año muy seco, tipo de comunidad oligotrófica). Casi la mitad de las especies de este grupo son leguminosas, seguidas muy de cerca de las compuestas. Únicamente dos gramíneas parecen verse afectadas negativamente por la leñosa bajo las condiciones más húmedas (tipo de comunidad eutrófica en los años húmedo y seco).

Las especies con mayor cobertura a nivel del borde de la leñosa (modelo IV de HOF) prefieren en su mayoría hábitat secos y se registran en los años seco y muy seco tipo de comunidad oligotrófica. Además la presencia de pterófitos se hace patente en el año muy seco mientras que el hemicriptófito se presenta en el año húmedo. Este resultado como se ha indicado anteriormente, da la impresión de que los hemicriptófitos se ven favorecidos por las condiciones de menor estrés hídrico de este estudio ya que se presentan en el año húmedo y tipo de comunidad eutrófica. Cabe destacar que la especie representativa de este modelo en este año y tipo de comunidad es una gramínea (*Holcus mollis*) la cual parece presentar cierta plasticidad no solo en el tipo de hábitat, sino

también en la pilosidad de sus hojas. Si se considera el borde de la leñosa como un “ecotono” ya que puede ser una transición donde coexisten varios factores ambientales (Hansen y di Castri, 1992), entonces el hecho de presentar cierta plasticidad permite un mejor establecimiento en esta zona. De igual forma las otras especies representantes de este modelo, han cambiado su respuesta ante la presencia del matorral, teniendo que localizarse al borde cuando las condiciones ambientales fueron mas severas es decir en el tipo de comunidad mas pobre y años con menor precipitación. Algunos estudios evidencian en la parte más externa de la proyección de la cubierta es donde están las especies más tolerantes al estrés (Puerto *et al*, 1989).

VI. CONCLUSIONES

- 1.- Las plantas aisladas de *Cytisus multiflorus* introducen cambios en la comunidad herbácea en la penillanura salmantina, concretamente en condiciones mediterráneas sub-húmedas.
- 2.- Este efecto varía según el estrés hídrico pero no siempre de acuerdo con la hipótesis de Bertness y Callaway (1994), sino que depende de la variable cuantificada.
- 3.- Es posible aceptar diferentes hipótesis sobre la relación leñosa-herbáceas dependiendo de las variables cuantificadas.
 - 3.1. La Biomasa aérea total apoya la hipótesis del gradiente de estrés, propuesta por Bertness y Callaway (1994) la cual asevera que la importancia de la competencia aumenta hacia la parte más productiva de un gradiente ambiental, mientras que la facilitación es más importante bajo condiciones de alto estrés abiótico.
 - 3.2. Hay un efecto negativo del matorral sobre la cobertura total, el cual se va acentuando según aumenta el estrés hídrico en los dos primeros años. En el tercer año por el contrario, el matorral facilita la cobertura total en las condiciones de mayor estrés hídrico de nuestro estudio. Estos resultados no se ajustan a la hipótesis de Bertness y Callaway (1994).
 - 3.3. La cobertura de gramíneas se ve facilitada por el matorral en ambos extremos del gradiente de estrés de este estudio. Esto apoya la hipótesis de Liancourt *et al.* (2005) quienes aseveran que las especies son facilitadas en los extremos de su tolerancia ambiental.
 - 3.4. La leñosa ejerce un efecto negativo sobre la cobertura de leguminosas el cual se va acentuando según se incrementa el estrés hídrico durante los dos primeros años. En el tercer año el efecto tiende a ser neutro con el mayor estrés hídrico. Estos resultados no apoyan la hipótesis de Bertness y Callaway (1994),
 - 3.5. El matorral compite con la cobertura de compuestas en las mejores condiciones hídricas (año húmedo, tipo de comunidad eutrófica) y lo facilita en las peores (año muy seco, comunidad oligotrófica), lo que apoyaría la hipótesis de estrés abiótico de Bertness y Callaway, (1994) a pesar de no haber hallado un gradiente como tal.

- 3.6.** El efecto del matorral sobre la cobertura de “otras familias” cambia con las características edáficas siendo evidente la competencia en la comunidad más pobre. Estos hallazgos no coinciden con la hipótesis de Bertness y Callaway (1994).
- 3.7.** El matorral facilita la biomasa de gramíneas en las condiciones de mayor estrés hídrico de este estudio apoyando así la hipótesis de Bertness y Callaway (1994). Sin embargo, sobre la biomasa de leguminosas y “otras familias solo se aprecia competencia en la comunidad eutrófica y en la oligotrófica respectivamente. Sobre la biomasa de compuestas el matorral no ejerce influencia alguna. El efecto del matorral sobre estas tres familias no apoya lo predicho por Bertness y Callaway (1994).
- 3.8.** La leñosa ejerce efecto negativo significativo sobre la diversidad de la comunidad herbácea en los extremos del gradiente estudiado. Estos resultados apoyan la hipótesis de Maestre y Cortina (2004), según la cual en ambos extremos del gradiente de estrés ambiental predominan interacciones de competencia.
- 3.9.** La leñosa ejerce efecto negativo significativo sobre la riqueza de la comunidad herbácea en las condiciones de menor estrés hídrico pero no en las de mayor estrés hídrico. Estos resultados apoyan la hipótesis de (Bertness y Callaway, 1994), según la cual los efectos positivos prevalecen sobre los negativos al aumentar el estrés ambiental, a pesar de no haber encontrado efecto facilitador sino ausencia de efecto negativo al aumentar el estrés ambiental.
- 4.-** La aceptación de las diferentes hipótesis depende también en gran medida de la longitud del gradiente estudiado.
- 5.1.** La permanencia de la biomasa verde total es el reflejo de las gramíneas bajo la cubierta del matorral y “otras familias” en las posiciones más externas en una comunidad con menor capacidad de retención de agua. En la comunidad eutrófica hay indicios del secado más rápido fuera del matorral.
- 5.2.** El matorral mantiene por mas tiempo la biomasa verde en gramíneas en las dos comunidades. En leguminosas solo se puede corroborar este efecto positivo en la comunidad oligotrófica. En cuanto a compuestas solo se pudo apreciar un efecto

negativo en la comunidad oligotrófica. La biomasa de “otras familias” se mantiene por más tiempo verde bajo la cubierta en la comunidad eutrófica.

- 6.- En ambientes mediterráneos sub-húmedos, las condiciones ambientales particulares de cada zona, determinadas por diferencias edáficas y de precipitación en primavera, influyen significativamente en la composición florística de la comunidad herbácea y tienen un efecto incluso más fuerte que la posición que ocupa la comunidad herbácea respecto a la leñosa.
- 7.- Aunque tanto las diferencias edáficas como de precipitación en primavera tienen una influencia clara en la respuesta individual de las especies, es posible encontrar algunos patrones generales de respuesta en relación con el gradiente generado por la leñosa si se consideran algunos rasgos o caracteres funcionales de las especies, como su forma de vida, grupo taxonómico, pilosidad o forma de crecimiento.
- 8.- En ambientes mediterráneos sub-húmedos y en ausencia de matorral existen diferencias entre las comunidades herbáceas en función de la precipitación y características edáficas. Sin embargo, los patrones encontrados, así como la existencia de interacción entre ambos factores, difieren según la variable cuantificada.
 - 8.1. La biomasa aérea total aumenta al mejorar las condiciones hídricas que resultan de la interacción conjunta de precipitación y características edáficas.
 - 8.2. La cobertura total de herbáceas se ve relacionada positivamente con la precipitación, aunque en menor grado en la comunidad eutrófica que en la oligotrófica.
 - 8.3. La cobertura de gramíneas se ve favorecida cuando las condiciones de humedad son mejores. Las diferencias interanuales son claramente manifiestas en las comunidades más pobres edáficamente pero no en las eutróficas.
 - 8.4. La cobertura de leguminosas depende de las características edáficas y de la precipitación, pero no de forma conjunta. Esta familia se ve favorecida en las mejores condiciones edáficas y en condiciones de estrés intermedio de precipitación.

- 8.5.** La cobertura de compuestas aumenta al mejorar las condiciones hídricas que resultan de la interacción conjunta de precipitación y características edáficas.
 - 8.6.** La cobertura de las “otras familias” esta sujeta tanto a la precipitación como a las características edáficas, viéndose favorecidas en las condiciones de mayor estrés hídrico.
 - 8.7.** La biomasa de las principales familias está ligada a las características edáficas. Las gramíneas, compuestas y leguminosas se ven favorecidas en condiciones húmedas y las “otras familias” en condiciones secas.
 - 8.8.** La diversidad y la riqueza dependen de la precipitación y se ven favorecidas en condiciones intermedias de estrés hídrico.
- 9.-** El matorral establece una segregación espacial entre las diferentes familias, especialmente entre gramíneas y leguminosas. Si estas familias son las que realizan el mayor aporte nutricional a nivel ganadero, la presencia del matorral especialmente en ambientes estresados es de gran importancia puesto que permite no solo el establecimiento de las mismas, sino que las mantiene por mas tiempo verdes. Sin la presencia del matorral estas herbáceas se degradarían más rápidamente.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- ACUÑA-RODRIGUEZ., I. S., CAVIARES, L. A. AND GIANOLI, E. 2006. Nurse effect in seedling establishment: facilitation and tolerance to damage in the Andes of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 329-336.
- AGUIAR, M. R. AND SALA, O. E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70:26-34.
- AIZPURU, I.,ASEGINOLAZA, P.M., URIBE-ECHEBARRIA, URRUTIA, P., & ZORRAKIN, I. 2000. Claves ilustradas de la flora del país vasco y territorios limítrofes. Servicio central de Publicaciones
- ARMAS, C., AND PUGNAIRE, F. I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93:978-989.
- ALONSO H., PUERTO A., GÓMEZ J. M., 1979. Variaciones de influencia del arbolado en la composición de comunidades de pastizal. *Pastos* 9 (1), 34-46.
- ALVAREZ FENÁNDEZ, R. 2008. Caracterización ecológica y dinámica de comunidades leñosas en un área con alta recurrencia de incendios: El caso de la Sierra de Ancares. Tesis Doctora, Universidad de Santiago de Compostela. 289pp.
- ANDES, J., y CERBO, R. 1974-75. *Revista de la facultad de ciencias*. Vol. XV (Núm. 2) y Vol. XVI. Oviedo.
- BELSKY, A. J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, 75: 922-932.
- BELSKY, A. MWONGA, S., AMUDSON, R., DUXBURY, J AND ALI. A. 1993. Comparative effects of isolated trees on their under-canopy environments in high- and low-rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology*. 26:1005-1024.
- BENAYAS, J.M. AND SCHEINER, S.M. 2002. Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: Patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science* 13: 245-258.
- BERTNESS, M. D., GOUGH, L., AND SHUMWAY, S.W. 1992. Salt tolerance and the distribution of fugitive salt marsh plants. *Ecology* 73:1842-1851.
- BERTNESS, M. D. AND CALLAWAY, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 191-193.

- BERTNESS, M. D. AND YEH, S.M. 1994. Cooperative and competitive interactions in the recruitment of marsh elders. *Ecology* 75: 2416-2429.
- BONNIER, G. et DOUIN, R. 1934. Table generale de la Flore Complete Illustrée en couleurs de France Suisse et Belgique. Libraire Generale de l'Enseignement. Tomes I – XII 720.
- BROOKER, R.W. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171:271-284.
- BROOKER, R.W., AND CALLAGHAN, T.V. 1998. The balance between positive and negative plant interaction and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207.
- BROOKER, R.W., KIKVIDZE, Z., PUGANIRE, F. I., CALLAWAY, R. M., LORTIE, C. J., AND MICHALET, R. 2005. The importance of importance. *Oikos* 109:63-70.
- BROOKER, R.W., MAESTRE, F. T., CALLAWAY, R. M., LORTIE, C. L., CAVIERES, L. A., KUNSTLER, G., LIANCOURT, P., TIELBORGUER, K., TRAVIS, J. M., ANTHELME, F., ARMAS, C., COLL, L., CORCKET, E., DELZON, S., FOREY, E., KIKVIDZE, Z., OLOFSSON, J., PUGNAIRE, F., QUIROZ, C., SACCONI, P., SCHIFFERS, K., SEIFAN, M., TOUZARD, B., AND MICHALET, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34.
- BRUNO, J., STACHOWICZ, J., AND BERTNESS, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*. 18 (3): 119-125.
- CALLAWAY, R.M. 1994. Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. *Ecology* 75: 681-686.
- CALLAWAY, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- CALLAWAY, R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic – continuum concept. *Oecologia* 112: 143 – 149 .
- CALLAWAY, R. M. 1998. Are positive interactions species-specific?. *Oikos* 82: 202-207.
- CALLAWAY, R.M., 1999. Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. *Oikos* 82, 561-573.

- CALLAWAY, R.M., NADKARNI, N. M. AND MAHAL, B.E. 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. Ecology 72: 1484-1499.
- CALLAWAY, R.M., AND PUGNAIRE, F. I. 1999. Facilitation in plant communities. Handbook of Functional Plant Ecology 623-648.
- CALLAWAY, R. M. AND WALKER, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. Ecology 78: 1958-1965.
- CASPER, B. 1996. Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*: effects of density, association with shrubs and plant size. Oecología 106: 144 -152.
- CASTROVIEJO. S. *et al.*, 1986. Flora Ibérica: Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Real Jardín Botánico. C.S.I.C. Vol. I, II, III,IV,V,IV,VIIA,VIV.,VIII, XIV.
- CAVIERES, L. A., BADANO, E. I., SIERRA-ALMEIDA, A., GOMEZ-GONZALEZ, S., and MOLINA-MONTENEGRO, A. 2005. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. New Phytologist 169: 59-69.
- CHOLER, P., MICHALET, R., AND CALLAWAY M.R. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology 82 (12) 3295-3308.
- CONDIT, R., AGUILAR, S., HERNANDEZ, A., PEREZ, R.,LAO, S., ANGEHR, G.,HUBBELL, SP., AND FOSTER, R.B. 2004. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El niño dry season. Journal of Tropical Ecology 20:51-72.
- DAVIS, M., WRAGE, K., and REICH, P. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. Journal of Ecology 86: 652-661.
- DEALDANA, B. R. 1996. Elemental content in grassland of semiarid zones – effect of topographic position and botanical composition. Communications in soil science and plant analysis 24: 1975-1989.
- DE LUIS-CALABUIG, E. 1992. Bioclima. En: El libro de las dehesas salmantinas, 543-594. Coord. J. M. Gómez. Junta de Castilla y León, Salamanca.
- DE LUIS-CALABUIG, E. 1992. Calidad de pasto. En: El libro de las dehesas salmantinas, 297-320. Coord. J. M. Gómez. Junta de Castilla y León, Salamanca.

- DEVESA, J.,A. 1991. Las gramíneas de Extremadura. Monografías Botánicas. Universidad de Extremadura. 358.
- DIAZ BARRADAS, M. C., ZUNZUNEGUI, M., TIRADO, R., AIN-LHOUT, F., AND GARCIA, F. 1999. Plant functional types and ecosystem function in Mediterranean shrub land. 1999. Journal of vegetation Science 10: 709-716.
- DIAZ BARRADAS, M. C., ZUNZUNEGUI, M., TIRADO, R., AIN-LHOUT, F., AND GARCIA, F. 1999. Plant functional types and ecosystem function in Mediterranean shrub land. 1999. Journal of vegetation Science 10: 709-716.
- DÍEZ C., LUIS E., TÁRREGA R., 1989. Variación de la diversidad y organización de la comunidad herbácea en robledales adehesados de *Quercus pyrenaica*. Symposium Internacional sobre Diversidad Biológica. Madrid.
- DÍEZ, C., LUIS, E., VALBUENA, L., 1991. Degradation process in traditional systems of sylvopastoral managements in “dehesa” systems dominated by *Quercus pyrenaica*. IV 14. International Rangeland Congress. Montpellier (Francia).
- DOWN, C. G. 1973. Life-form succession in plant communities on colliery waste. Environmental Pollution 5: 19-22.
- ECHAVARRIA, M. C. 2004. Análisis de los cambios producidos por *Cytisus multiflorus* (L'Her) Sweet en la comunidad herbácea. Tesis de Grado, Universidad de Salamanca. 163pp.
- ESPIGARES, T., LOPEZ-PINTOR, A., AND BENAYAS, J. 2004. Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally positive? Competition – facilitation shift during *Retama* establishment. Acta Oecologica 26:121-128.
- FACELLI, J. M., AND TEMBY. A. M. 2002. Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lads of South Australia. Austral Ecology 27: 422-432.
- FERNANDEZ, M. E. GYENGE, J. E. AND SCHLICHTER, T. M. 2007. Balance of competitive and facilitative effects of exotic trees on a Patagonian grass. Plant Ecology 188: 67-76.
- FERNÁNDEZ- SANTOS, B. 1991 Estudio autoecológico de *Cytisus balansae* (Boiss.) Ball y *Cytisus multiflorus* (L'Hér) Sweet. Regeneración. Tesis Doctoral Universidad de Salamanca, Departamento de Ecología. Pp 237.
- FERNÁNDEZ-SANTOS, B., GÓMEZ, J. M., GRANDE, G., TÁRREGA, R., 1996. Efectos del matorral sobre las herbáceas, en la comarca de Sanabria. Actas XXXVI R.C. SEEP, La Rioja (España), pp.107-111. 22

- FERNÁNDEZ-SANTOS B., GÓMEZ J. M., MORENO-MARCOS G., 1999. Effects of disturbance caused by traditional Spanish rural land use on the regeneration of *Cytisus multiflorus* L. Applied Vegetation Science 2: 239-250.
- FERNÁNDEZ-SANTOS, B., MARTÍNEZ, C., ECHAVARRÍA, M., GARCÍA, J. A., PUERTO, A., 2004. Influencia de *Cytisus multiflorus* sobre la calidad y cantidad del pasto en formaciones adehesadas. In: García, B., García, A., Vázquez, B., Zabalgogezcoa, I. (Eds.), Pastos y ganadería extensiva. Sociedad Española para el Estudio de los Pastos, pp. 185-190.
- FERRER, C., BARRANTES, O y BROCA, A. 2001. La noción de biodiversidad en los ecosistemas pascícolas españoles. Pastos, XXXI (2), 129-184.
- FIORI, A., 1923-29. Nuova flora analítica d'Italia vol. I-II. Firenze.
- FRANCO, A. L., AND NOBEL, P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. Journal of Ecology 76: 870-886.
- FRASER, L. H., AND KEDDY, P.A. 2005. Can competitive ability predict structure in experimental plant communities?. Journal Vegetation of Science 16: 571-578.
- GARCIA, R., M. 1981-1983. Claves de la flora de España (Península y Baleares). Ediciones Mundi - prensa. Madrid. Vol. I y II. 675 - 764.
- GARCIA, R., M. 2001. Atlas clasificatorio de la flora de España peninsular y balear. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Ediciones Mundi-Prensa. Segunda Edición. Vol. I y II 760-797.
- GARCÍA-RODRIGUEZ, J. A., PUERTO, A., SALDAÑA, A. 1986. Estructura y diversidad de los pastos psicroxerófilos a lo largo de la sucesión post fuego en la alta montaña centro-ibérica. Actas de la XXVI Reunión Científica de la SEEP (Oviedo), 339-357.
- GHERBIN, P., DeFERANCHI, A. S., MONTELEONE, M., AND RIVELLI, A.R. 2007. Adaptability and productivity of some warm-season pasture species in a Mediterranean environment. Grass and Forage Science 62: 78-86.
- GOLDBERG, D. E. AND NOVOPLANSKY, A. 1997. On the relative importance of competition in unproductive environments. Journal of Ecology 85: 409-418.
- GOLDBERG, D. E., RAJANIEMI, T., GUREVITCH, J., AND STEWART-OATEN, A. 1999. Empirical approaches to quantify interactions intensity: competition and facilitation along productivity gradients. Ecology 80: 118-131.
- GOMEZ GUTIERREZ, J. M., LUIS CALABUIG, E., PUERTO MARTIN, A. 1979. El sistema de vaguada como unidad de estudio de pastizales. Rev. Pastos, 8:219-236.

- GOMEZ GUTIERREZ, J. M. 1991. El libro de las dehesas salmantinas. Coord. J. M. Gómez. Junta de Castilla y León, Salamanca. 941pp.
- GOMEZ-PLAZA, A., MARTINEZ-MENA, M., ALBALADEJO, J., AND CASTILLO, V.M. 2001. factors regulating spatial distribution of soil water content in small semiarid catchments. *Journal of Hydrology* 253: 211-226.
- GONZÁLEZ-ALDAY, J.; MARRS, R. & MARTÍNEZ-RUIZ, C. 2008. The influence of aspect on the early growth dynamics of hydroseeded species in coal reclamation areas. *Applied Vegetation Science* 11: 405-412.
- GONZÁLEZ - BERNÁLDEZ, F., MOREY, M., VELASCO, F. 1969. Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layers at the El Prado forest (Madrid). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol)* 67, 265-284.
- GRACE, J.B., AND TILMAN, D. 1990. *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, Inc. London, UK.
- GREENLEE, J., AND CALLAWAY R. M. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *The American Naturalist*. 148 (2): 386-396.
- GREUTER, W., BURDET, H. M., Y LONG, G. (Eds). 1989. Med-checklist 4, Dicotyledones (*Lauraceae-Rhamnaceae*). Gèneve. Pp. 83, 85.
- GRIME, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature (London)* 242: 344-347.
- GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of the three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194
- GRIME, J. P. 2002. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Ed. Wiley, Second edition, 417.
- HAASE, P., PUGNAIRE, F. I., CLARK, S.C., INCOLL, L.D. 1996. Spatial patterns in a two – tiered semi – arid shrub land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*. 7: 527-534.
- HACKER, S. D. AND GAINES, S. D. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78: 1990-2003.
- HACKER, S. D, AND BERTNESS, M.D. 1999. Experimental evidence for factors maintaining species diversity in a New England salt marsh. *Ecology* 80: 2064-2073.

- HANSEN, A. J. Y DI CASTRI, F. 1992. Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows. Eds. Springer-Verlag, New York.
- HASTWELL, G., AND FACELLI, J. 2003. Differing effects of shade induced facilitation on growth and survival during the establishment of chenopod shrub. *Journal of Ecology*. 91: 041 – 950 .
- HAWORTH AND McPERSON. 1995. Effects of *Quercus emoryi* on precipitation distribution and microclimate in a semi-arid savanna. *Journal of Arid Environments* 31: 153-170.
- HOLMGREN, M., SCHEFFER, M. and HUSTON, M. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- HOLZAPFEL, C., AND MAHALL, B. E. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80: 1747-1761.
- HOLZAPFEL, C., TIELBORGUER, K., PARAG, H., KIGEL, J., AND STERNBERG, M. 2006. Annual plant-shrub interactions along an aridity gradient. *Basic applied Ecology*. 7: 268-279.
- HUSTON, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American naturalist* 113: 81-101.
- JAUFFRET, S., AND LAVOREL, S. 2003. Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes?. *Journal of vegetation Sciences* 14. 399-408.
- JOFFRE R. 1990. Functional ecology of dehesa ecosystems. International workshop on *Quercus ilex* L. Ecosystems: Function, Dynamics and Management. Montpellier-Barcelona.
- JUMA, N. 1993. Interrelationships between soil structure, soil biota/ soil organic matter and crop reproduction. *Geoderma* 57: 3-30.
- KIKVIDZE, Z., KHETSURIANI, L., KIKODZE, D AND CALLAWAY, R. M. 2006. Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science* 17: 77-82.
- KNOOP, W. Y. AND WALKER, B. H. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a Southern Africa savanna. *Journal of Ecology* 73: 235-253.
- KÓCHY, M., AND WILSON, S, S. 2000. Competitive effects of shrubs and grasses in prairie. *Oikos* 91: 385-395-

- LAZARO, R., RODRIGO, D. S., GUTIERREZ, L., AND DOMINGO, F. 2001. Analysis of a 30 year rainfall record (1967-1997) in semi-arid SE Spain for implications on vegetation. *Journal of Arid Environments* 48: 373-395.
- LENSSEN, J.P.M., MENTING, F.B.J., AND VAN DER PUTTEN, W.H., BLOM, C.W.P.M., 1999. Control of plant species richness and zonation of functional groups along a freshwater flooding gradient. *Oikos* 86, 523–534.
- LETT, M., AND KNAPP, A. 2003. Consequences of shrub expansion in mesic grassland: Resource alterations and graminoid responses. *Journal of Vegetation Science* 14: 487-496.
- LIANCOURT, P., CALLAWAY, R.M., AND MICHALET, R. 2005. Stress tolerance and competitive – response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86: 1611-1618.
- LOPEZ, G. 2001. Los árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares. Ediciones Mundi-Prensa. España. Tomos I y II. 1727 pp
- LOPEZ PINTOR, A. 2001. Heterogeneidad espacial en pastizales mediterráneos inducida por especies leñosas: el caso de los retamares del centro de la Península. Universidad de Alcalá de Henares. Alcalá de Henares. 62-75.
- LOPEZ PINTOR, A., ESPIGARES, T., AND J.M.REY BENAYAS. 2003. Spatial segregation of plant species caused by *Retama sphaerocarpa* influence in a Mediterranean pasture: a perspective from oil seed bank. *Plant Ecology* 167: 107-116.
- LORTIE, C.J., AND CALLAWAY, R. M. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 94: 7-16.
- LUIS, E. y MONSERRAT, P. 1979. Mapa fitoclimático de la provincia de Salamanca. En Estudio Integrado y Multidisciplinario de la Dehesa salmantina, I (3). Publ. I.O.A.T.O. Salamanca. Pp157-181.
- MADON, O. AND MÉDAIL, F. 1997. The ecological significance of annuals on a Mediterranean grassland (Mt Ventoux, France). *Plant Ecology*, 129: 189-199.
- MAESTRE, F. T., BAUTISTA, S., J. CORTINA., AND BELLOT, J. 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11: 1641-1655.
- MAESTRE, F. T., BAUTISTA, S., AND CORTINA, J. 2003a. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.

- MAESTRE, F. T., CORTINA, J., BAUTISTA, S., AND BELLOT, J. 2003b. Does *Pinus halapensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations?. *Forest Ecology and Management* 176: 147 – 160.
- MAESTRE, F. T., AND CORTINA, J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society, Biology letters. Supplement B* 271: 331-333.
- MAESTRE, F. T., CORTINA, J., AND BAUTISTA, S. 2004. Mechanisms underlying the interaction between *Pinus halapensis* and the native late-successional shrub *Pistacia lentiscus* in a semi-arid plantation. *Ecography* 27: 776-786.
- MAESTRE, F. T., VALLADARES, F., AND REYNOLDS, J. F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93: 748-757.
- MAESTRE, F. T., VALLADARES, F., AND REYNOLDS, J. F. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology* 94: 17-22.
- MAGURRAN, A. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedrá. Barcelona España. 200 pp.
- MARAÑÓN, T. 1986. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like "Dehesa" of S.W Spain. *Ecologia Mediterranea*, 12: 131-141.
- MARAÑÓN, Y. 2006. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like "dehesa" of SW-Spain. *Ecología Mediterránea*. 12: 131-141
- MARTIN G. 1997. Efectos de competencia de *Cytisus multiflorus* (L'Hér) Sweet sobre la comunidad herbácea. Tesis doctoral. Universidad Salamanca. Área Ecología. 149 pp.
- MARTINEZ ROPERO, M. V. 1988. Estudio de factores condicionantes de la distribución de *C. Multiflorus* (L'Hér) Sweet en España. Tesina de licenciatura. Universidad de Salamanca. 100pp.
- MARTÍNEZ-ROPERO E. V., GÓMEZ J. M., GALINDO P., 1989. Factores abióticos definitorios del área ocupada por *Cytisus multiflorus* (L'Hér) Sweet en España. *An. Edafol. Agrobiol.* 48 (5-12), 887-903.
- MARTÍNEZ-RUIZ C., FERNÁNDEZ-SANTOS B., FERNÁNDEZ-GÓMEZ, MJ. & PUTWAIN P.D. 2007. Natural and man-induced revegetation on mining wastes:

- changes in the floristic composition at early succession. *Ecological Engineering* 30(3): 286-294.
- MARTÍNEZ-RUIZ, C., FERNÁNDEZ-SANTOS, B., AND GÓMEZ-GUTIÉRREZ, J. M., 2001. Effects of substrate coarseness and exposure on plant succession in uranium-mining wastes. *Plant Ecology*. 155, 79-89.
- MARTÍNEZ-RUIZ, C., AND FERNÁNDEZ-SANTOS, B., 2005. Natural revegetation on topsoiled uranium- mining spoils according to the exposure. *Acta Oecologica*. 28, 231-238.
- MARTÍNEZ-RUIZ, C. AND MARRS, R.H. 2007. Some factors affecting successional change on uranium mine wastes: Insights for ecological restoration. *Applied Vegetation Science*. 10: 333-342.
- MAYOR, X., AND RODÁ, F., 1994. Effects of irrigation and fertilization on stem diameter growth in a Mediterranean holm oak forest. *Forest Ecology and Management*. 68, 119–126.
- MICHALET, R. 2006. Is facilitation in arid environments the result of direct or complex interactions?. *New Phytologist* 169: 3-6.
- MICHALET, R. 2007. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist* 173: 3-6.
- MIRITI, M. N. 2007. Twenty years of changes in spatial association and community structure among desert perennials. *Ecology* 88: 1177-1190.
- MODESTO, L AND VARGAS, P. 1991. Guía botánica del sistema central español. Ediciones Pirámide. Madrid, España. 354 p
- MONTOYA, J. M. 1982. Efectos del arbolado de las dehesas sobre los factores ecológicos que actúan al nivel del sotobosque. *Anales del INIA Serie Forestal*, 5: 61-85.
- MOONEY, H.A., 1982. Habitat, plant form, and plant water relations in Mediterranean-climate regions. *Ecologia Mediterranea* 8, 481–488.
- MORENO, G. 2008. Response of understory forage to multiple tree effects in Iberian dehesas. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123: 239-244.
- MORO, M., PUGNAIRE, F. I., HAASE, P., AND PUIGDEFÁBREGAS, J. 1997 a. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understory in a semiarid environment. *Functional ecology* 11: 425-431.

- MORO, M., PUGNAIRE, F.I., HAASE, P., PUIGDEFÁBREGAS, J. 1997 b. Mechanisms of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semi-arid environment. *Ecography* 20:175-184.
- NOY – MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-52.
- OLOFSSON, J., MOEN, J., AND OKSANEN, L. 1999. On the balance between positive and negative plant interactions in harsh environments. *Oikos* 86: 539-534.
- OSEM, Y., PEEVOLOTSKY, A., AND KIGEL, J. 2007. Interactive effects of grazing and shrubs on the annual plant community in semi-arid Mediterranean shrublands. *Journal of Vegetation Science* 18: 869-878.
- PASCUAL, H., 1978. Leguminosas de la Península Ibérica y Baleares. En: *Flora Europea*. Publ. Inst. Nac. de Inv. Agrarias. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- PEREZ ULLOA, M. E. 1986. Adaptación al medio y distribución de *Citrus multiflorus* en la provincia de Salamanca. Tesina de licenciatura. Universidad de Salamanca. 94 pp.
- PIGNATI, S., 1982. *Flora d'Italia*. Comitato di redazione Anzalone B. Vol. I. 790 pp. Roma.
- PRACH, K AND PYŠEK, P. 1994. Spontaneous establishment of woody plants in central European derelict sites and their potential for reclamation. *Restoration Ecology* 2: 190-197.
- PUERTA-PIÑEROS, C., GOMEZ, J. J. M., AND ZAMORA R. 2006. Species-specific effects on top soil development affect *Quercus ilex* seedling performance. *Acta Oecologica* 29: 65-71.
- POLUNIN, O. 1982. Guía de campo de las flores de Europa. Ediciones Omega S.A.
- PUERTO A. 1992. Síntesis ecológica de los productores primarios del sistema de dehesas en el espacio y en el tiempo. En: *El libro de las dehesas salmantinas*, 657-706. Coord. J. M. Gómez. Junta de Castilla y León, Salamanca.
- PUERTO, A. 1994. Dominance and structural bimodality in Mediterranean-grassland gradients. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 9:307-316.
- PUERTO A., 1997. La dehesa como ecosistema. *Investigación y Ciencia* 253, 66-73.
- PUERTO A., ALONSO H., GÓMEZ J. M., 1980. Efecto del arbolado sobre los estratos inferiores de vegetación en distintas comunidades de pastizal. *Annales Edaphology and Agrobiology*. 34, 1321-1330.

- PUERTO A., AND RICO M. 1988-1989. Influence of tree canopy (*Quercus rotundifolia* Lam. and *Quercus pyrenaica* Willd) on old field succession in marginal areas of Central Western Spain. *Acta Oecologica*. 9 (4), 337- 358.
- PUERTO A., AND RICO M., 1992. Spatial variability on slopes of Mediterranean grasslands: structural discontinuities in strongly contrasting topographic gradients. *Vegetatio* 98 (1), 23-31.
- PUERTO, A., AND RICO. M. 1996. Trees as a homogenizing factor of the herbaceous community structure and nutrient content in Mediterranean grasslands. *Agrochimica* 4:197-207.
- PUERTO A., AND RICO M.,1997. Edaphic variability and floristic structure on Mediterranean grassland slopes. *Arid Soil Research. Rehabilitation*. 11 (1), 9-22.
- PUERTO, A., GARCIA, J. A., SALDAÑA, J. A., Y MATIAS, M. D. 1989a. El cambio florístico en pequeños gradientes de influencia del arbolado. La riqueza como forma de evaluación. *Studia Oecológica* VI 217-224.
- PUGNAIRE, F. I., HAASE, J. PUGDEFÁBREGAS. 1996a. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- PUGNAIRE, F. I., HAASE, J. PUGDEFÁBREGAS, M CUETO, L. D. INCOLL Y S. C. CLARK. 1996b. Facilitation and succession under the canopy of the leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semiarid environment en south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- PUGNAIRE, F.I. AND LUQUE, M. T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 9: 42-49.
- PUGNAIRE, F. I., ARMAS, C., Y TIRADO, R. 2001. Balance de las interacciones entre plantas en ambientes mediterráneos. en ZAMORA., PUGNAIRE DE IRAOLA, F. I. Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. Consejo superior de Investigaciones Científicas. Asociación Española de Ecología Terrestre. Capítulo 8 213-235.
- PUGNAIRE, F. I., ARMAS, C., AND VALLADARES, F. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15: 85-92.
- RAUNKIAER, C. 1934. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford University Press, Oxford.

- REYNOLDS, J. F., KEMP, P. R., OGLE, K. AND FERNÁNDEZ, R. J. 2004. Modifying the “pulse-reserve” paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia*, 141: 194-210.
- RICO, M., PUERTO, A., 1988-89. Estructura básica generada por el arbolado en pastos semiáridos (ecosistemas de dehesa). *Pastos* 18, 13-28.
- RIVAS MARTINEZ, S., BELMONTE, D., CANTO. P., FERNANDEZ GONZALEZ, F., DE LA FUENTE, U., MOERNO, J., SANCHEZ MATA, D., y G. SANCHO, L. 1987. Piornales, enebrales y pinares oromediterráneos (*Pino-Cytison oromediterranei*) en la Sierra Central. *Lazaroa*, 7: 93-124.
- RODO, X., COMIN., 2001. Fluctuaciones del clima mediterráneo: conexiones globales y consecuencias regionales. In: ZAMORA, R., PUGNAIRE, F. I. (Eds.), *Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional*. Colección textos universitarios 32, C.S.I.C., A.E.E.T., pp 1-35.
- RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, S., AND PÉREZ-FERNÁNDEZ, M. A., 2003. Soil fertility and herb facilitation mediated by *Retama sphaerocarpa*. *J. Veg. Sci.* 14, 807-814.
- SCANLON, T. M. CAYLOR, K. ., MANFREDI, S., LEVIN, S., RODRIGUEZ-ITURBE, I. 2005. Dynamic response of grass cover to rainfall variability: implications for the function and persistence of savanna ecosystems. *Advances in Water Resources* 28:291-302.
- SCHENK, H. J., HOLZAPFEL, C., HAMILTON, J. G. AND MAHALL, B. E. 2003. Spatial ecology of a small desert shrub on adjacent geological substrates. *Journal of Ecology*. 91:383-395.
- SHMIDA, A AND WILSON, M,V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- SIEMANN, E., AND ROGERS, W. 2003. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. 2003. *Journal of Ecology* 91: 923- 931.
- SOLTER, U., HOPKINS, A., SITZIA, M., GOBY, J.P., AND GEEF, J.M. 2007. Seasonal changes in herbage mass and nutritive value of a range of grazed legume swards under Mediterranean and cool temperate conditions. *Grass and Forage Science* 62: 372-388.

- STHULTZ, C. M., GEHRING, C. A. AND WHITHAM, T. G. 2007. Shifts from competition to facilitation between a foundation tree and a pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semiarid woodland. *New Phytologist* 173: 135-145
- TARREGA, R. AND LUIS-CALABUIG, E. 1988-1989. Influencia de la sabina (*Juniperus thurifera*) sobre el estrato herbáceo en función de la orientación. *Annales de Biología*, 15 (Biología Ambiental, 4): 179-189.
- TEMPERTON, V.M., MWANGI, P. N., SCHERE-LORENZEN, M., SCHMID, B., AND BUCHMANN, N. 2007. Positive interactions between nitrogen-fixing legumes and four different neighbouring species in a biodiversity experiment. *Oecologia* 151: 190-205.
- TIELBORGER, K., AND KADMON, R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81 (6) 1544-1553.
- TILMAN, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princetown University Press, New Jersey.
- TILMAN, D. 1998. The greening of the green revolution. *Nature* 399: 211-212.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M AND WEBB, D.A. 1980. *Flora Europea*. Cambridge University Press. Vols 1- 464pp, 2-455pp
- TZIALLA, C. E., VERESOGLOU, D. S., PAPAKOSTA, D., MAMOLOS, A. P. 2006. Changes in soil characteristics and plant species composition along a moisture gradient in a Mediterranean pasture. *Journal of Environmental Management* 80 90–98.
- VALIENTE-BANUET, A AND EZCURRA, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.
- VALLADARES, F AND PEARCY, R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El niño year. *Plant Cell Environment* 25: 749-759
- VAZQUEZ-DE-ALDANA, B. R., GARCÍA-CIUDAD, A., AND GARCÍA CRIADO, B. 2008. Interannual variations of above-ground biomass and nutritional quality of Mediterranean grasslands in Western Spain over a 20-year period. *Australian Journal of Agricultural Research* 59: 769-779.

- VICIOSO, C. A., 1953-56. Genisteas españolas I, II. Bol. Inst. For. Inv. Exper. Pp.67,72. Madrid
- VILLEGAS, D., APARICIO, N., BLANCO, R ., ROYO, C. 2001. Biomass accumulation and main stem elongation of durum wheat grown under Mediterranean conditions. Annals of Botanica. 88: 617-627.
- WERKMAN, B. R. AND CALLAGHAN, T. V. 1999. Effects of increased temperature and nitrogen available on the displacement of *Calluna vulgaris* by *Pteridium aquilinum*. Journal vegetation of Science 12: 201-208.
- WILSON, S.D., TILMAN, D., 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. Ecology 74, 599-611.
- ZAMORA, R., CASTRO, J., GOMEZ, J. M., GARCIA, D., HODAR, J. A., GOMEZ, L., BARAZA, E. 2001a. Una nueva técnica de reforestación para ambientes mediterráneos. El papel de los matorrales en la regeneración forestal. Quercus 187 – 41-47.
- ZAMORA, R., CASTRO, J., GOMEZ, J. M., GARCIA, D., HODAR, J. A., GOMEZ, L., BARAZA, E. 2001b. Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. Forest Ecology and Management. 144: 33-42.
- ZAVALA, M. A., AND BRAVO DE LA PARRA, R. 2005. A mechanistic model of tree competition and facilitation for Mediterranean forest: Scaling from leaf physiology to stand dynamics. Ecological Modelling 188: 76-92.
- ZOHARY, M. 1973. Geobotanical Foundations of the Middle East, 2 Vols. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, DE.